ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 79

10

ОКТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1994

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), М. Ф. Данилова, Т. В. Егорова, С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Малышев, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, С. С. Харкевич, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*), M. F. Danilova, T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алматы), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург), Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон), Р. В. Камелин (С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), В. Н. Тихомиров (Москва), Х. Х. Трасс (Тарту), Б. А. Юрцев (С.-Петербург)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andrejev (Moscow), I. O. Baytulin (Almaty), L. Yu. Budantzev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London), R. V. Kamelin (St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), G. Sh. Nakhutzrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), V. N. Tikhomirov (Moscow), H. H. Trass (Tartu), B. A. Yurtsev (St. Petersburg)

Ответственный редактор номера А. Е. Васильев

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *М. В. Орлова* и *Э. Г. Рабинович*

Оригинал-макет изготовлен
в Компьютерном Издательском Центре «Наука»

Компьютерная верстка *Г. В. Лебедевой*

199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел.: (812) 213-35-59

ЛР № 020297 от 27.11.91 г. Сдано в набор 5.08.94. Подписано к печати 27.12.94. Формат $70\times100^1/_{16}$.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.40
Усл. кр.-отт. 12.72 Уч.-изд. л. 14.20. Тираж 790. Тип. зак. 447. С 987

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

© Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
Ботанический журнал, 1994 г.

УДК 561.635.4 : 581 : 537.533.35
© 1994

С. Г. Жилин, О. В. Яковлева

О СОХРАННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОЙ И УЛЬТРАТОНКОЙ СТРУКТУР В ФИТОЛЕЙМЕ ЛИСТА *EUCOMMIA PALAEOULMOIDES* (*EUCOMMIACEAE*) ИЗ МИОЦЕНА КАЗАХСТАНА

S. G. ZHILIN, O. V. YAKOVLEVA. ON THE PRESERVATION OF ANATOMICAL AND ULTRATHIN STRUCTURES OF THE LEAF COMPRESSIONS OF *EUCOMMIA PALAEOULMOIDES* (*EUCOMMIACEAE*) FROM THE MIOCENE IN KAZAKHSTAN

Листья раннемиоценового вида *Eucommia palaeoulmoides*, обнаруженного в Северном Казахстане, содержали гуттаперчу, сохранявшую эластичность в течение 25 млн лет. Определение было основано на строении зубцов, характерном жилковании, а также на наличии гуттаперчи (Жилин, 1974а, б и др.). При исследовании листа этого вида с помощью светового микроскопа оказалось, что на поперечном срезе различимы все ткани листа: верхняя и нижняя эпидермы, мезофилл (палисадная и губчатая паренхимы) и проводящие пучки. На ультратонких срезах (ТЭМ) видны практически все органеллы клеток и их внутренняя структура: хлоропласты с тилакоидной системой, митохондрии с кристами, цистерны эндоплазматического ретикулума, ядра, рибосомы. Хлоропласты клеток эпидермы и мезофилла имеют хорошо развитую тилакоидную систему, в которой различимы граны и межгранные тилакоиды.

При геолого-съемочных работах на северо-западе Тургайской низменности в районе правобережья верхнего течения р. Тобол в 1963 г. (Броневой и др., 1970) на глубине 102—137.8 м (скв. 138, на дне осушенного оз. Круглого) в слоях диатомовой глины, отнесенных к нижнему миоцену, а именно к аквитану (Жилин, 1974а, 1984; Zhilin, 1989), было найдено много остатков (фитолейм) листьев двудольных и олиственных побегов хвойных: *Sequoia abietina* (Brongn.) E. Knobloch, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, *Eucommia palaeoulmoides* Baik., *Pterocarya paradisiaca* (Ung.) Iljinskaja, *Ulmus carpinoides* Goepp., *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba, *Acer palaeosaccharinum* Stur, *A. aegopodifolium* Baik. ex Iljinskaja.

Собиравшие коллекцию геологи (В. А. Броневой и его коллеги) и определявший ее палеоботаник (С. Г. Жилин) были поражены особенно хорошей сохранностью 4 найденных фитолейм. Было обнаружено, что расколотые еще при сборе пластинки глины не распались: их скрепляли пружинящие нити гуттаперчи, исходящие из фитолейм; это сразу навело на мысль об *Eucommia*. Определение до рода было сделано путем сравнения с листьями современного вида *E. ulmoides* Oliv.: жилкование и характерная «двойная» зубчатость (на большой зубец как бы насажен меньший) оказались чрезвычайно сходными с таковыми у найденных фитолейм (вымерший вид *E. palaeoulmoides* был установлен в 1965 г. (Жилин, 1974б)). Наличие гуттаперчи тем самым стало уже не главным, а дополнительным признаком. Особенно удивительным оказался тот факт, что нити гуттаперчи не утратили своей эластичности за почти 25 млн лет пребывания в толще земли, а также после нескольких лет хранения на воздухе (в картонной коробке) (Жилин, 1974а, б, 1980; Zhilin, 1989). Эластичность ископаемой гуттаперчи привела к предположению о возможно хорошей сохранности и иных деталей внутреннего строения в листьях *Eucommia*

palaeoulmoides. Цель настоящего исследования заключалась в изучении тканей и клеточных структур *E. palaeoulmoides*.

Материалы и методы исследования

Для исследования был взят кусочек фитолеймы *E. palaeoulmoides*, отколовшийся в процессе препарирования. Он значится под № 2а как часть обр. 2 из коллекции 1018 Отдела палеоботаники БИН РАН (рис. 1).

Образец был помещен в пробирку с 2%-м раствором глутарового альдегида. Далее следовали процедуры, обычные при фиксации и заключении материала в эпоксидные смолы (Яковлева, 1994). Тонкие (2 мкм) и ультратонкие срезы изготавливали на микротоме Ultracut (Reichert-Yung).

Тонкие срезы окрашивали 5 *М* КОН и суданом-III для определения суберина и кутина. Срезы также обрабатывали на предметном стекле фенолом, а затем помещали их в гвоздичное масло для установления кремнезема в клетках. Окраска и обработка тонких срезов для изучения их с помощью светового микроскопа проведены по методике М. Н. Прозиной (1960). Окрашенные тонкие срезы изучали с помощью светового микроскопа NU-2. Неокрашенные срезы фотографировали в световом микроскопе Ergaval (Carl Zeiss, Jena) с фазовоконтрастным устройством. Ультратонкие срезы окрашивали цитратом свинца (5—10 мин) и изучали с помощью ТЭМ BS-500 (Tesla).

Результаты

Небольшой фрагмент фитолеймы листа *E. palaeoulmoides* позволил изучить поперечные срезы с помощью светового микроскопа. На препаратах видны клетки хорошо сохранившихся верхней и нижней эпидерм и мезофилла, а также проводящие пучки (рис. 2—4). Клетки верхней эпидермы довольно крупные, раза в 2 больше клеток нижней эпидермы. В некоторых клетках верхней эпидермы заметны полости неправильной овальной формы. Можно предположить, что это минеральные тела. В наружной клеточной стенке таких клеток видны поры. Подобные клетки чаще размещены группами (по 3—4) над проводящими пучками. На тонких срезах, обработанных фенолом и помещенных в гвоздичное масло, клетки верхней эпидермы (их стенки и полости), а также стенки клеток всего комплекса проводящего пучка окрасились в розовато-зеленоватый цвет. Клеточные стенки палисадной и губчатой паренхим не восприняли окраски и были незаметны на срезах. Видимо, в состав клеточных стенок и содержимого самих клеток эпидермы входит кремнезем. Клетки нижней эпидермы по сравнению с клетками верхней уплощены. В нижней эпидерме имеются устьица (рис. 5).

Палисадная ткань состоит из 1 ряда вытянутых поперек среза листа клеток (рис. 2, 3). В световом микроскопе видны вакуоли с включениями. Клетки губчатой паренхимы сжаты, и вакуоли в них незаметны. Между клетками палисадной и губчатой паренхим хорошо различимы межклетники (рис. 2, 3). На границе палисадной и губчатой паренхим расположены довольно крупные проводящие пучки (рис. 2, 4).

На ультратонких срезах многие клеточные компоненты узнаваемы и имеют хорошо сохранившуюся ультраструктуру. Наружные клеточные стенки верхней эпидермы покрыты сравнительно тонкой кутикулой, пронизанной дендритами (табл. I, *1, 2*). Непосредственно под кутикулой лежит слой из сферических осмиофильных гранул. Во внутреннем слое наружных клеточных стенок видна зона «исчерченности», содержащая разной длины светлые полоски, расположенные в несколько слоев (табл. I, *2, 3*). «Исчерченность» внутренней части наружной клеточной стенки имеется и у клеток нижней эпидермы. На неконтрастированных цитратом свинца срезах эта зона достаточно хорошо

Рис. 1. Лист *Eucommia palaeoulmoides* (×2).

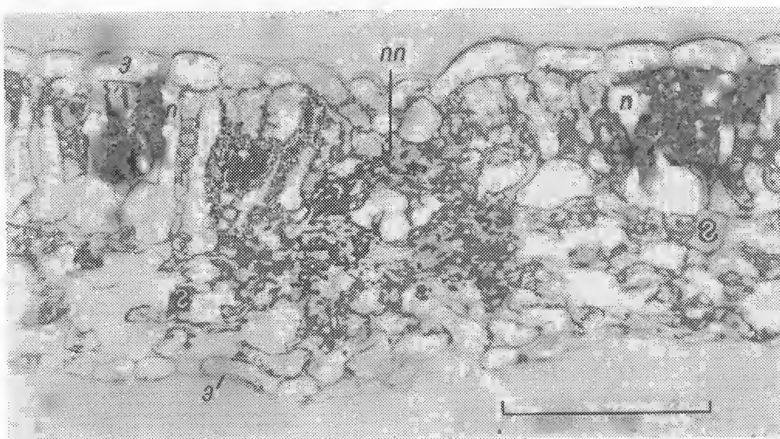


Рис. 2. Общий вид поперечного среза листа *Eucommia palaeoulmoides*.

г — губчатая паренхима, *п* — палисадная паренхима, *пп* — проводящий пучок, *э* — эпидерма. Масштабная линейка — 100 мкм.



Рис. 3. Верхняя эпидерма и палисадная паренхима.

мк — межклетник; остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабная линейка — 30 мкм.

различима и по плотности сходна с кутикулой. Дендриты в кутикуле на неокрашенных срезах не просматриваются, зато нижележащий слой, состоящий из сферических гранул, достаточно контрастен и хорошо виден. На тонких срезах наружные клеточные стенки окрасились от щелочи в желтый цвет. При окрашивании суданом-III кутикула и тонкий внутренний слой наружной клеточной стенки приобрели интенсивный розовый цвет. В некоторых клетках розовую окраску приняли и части внутренних тангенциальных клеточных стенок эпидермы. Полученные результаты позволяют предположить, что в составе наружных клеточных стенок изучаемого образца имеется кутин или суберин, которые сосредоточены в зоне исчерченности и кутикуле.

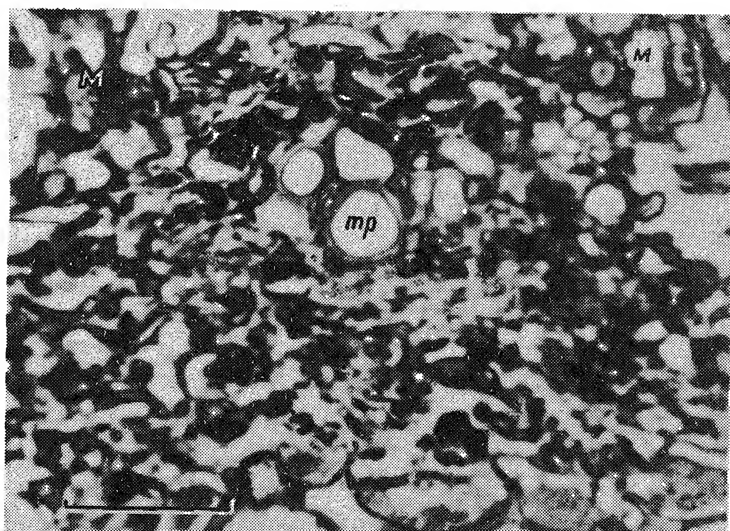


Рис. 4. Проводящий пучок.

м — мезофилл, *тр* — трахеальный элемент. Масштабная линейка — 20 мкм.

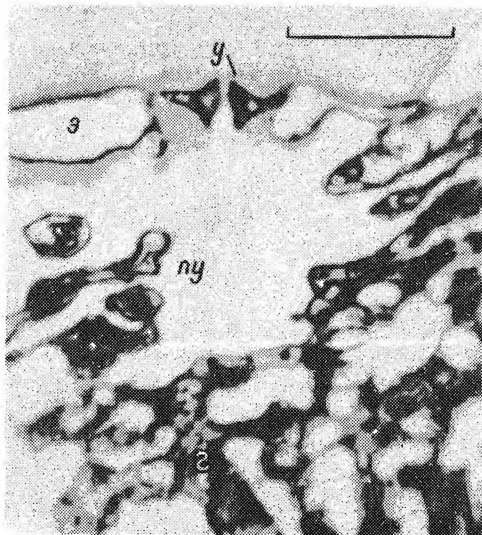


Рис. 5. Устьице в нижней эпидерме.

пу — подустьичная полость, *у* — устьице; остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабная линейка — 20 мкм.

В клетках верхней и нижней эпидерм различимы ядра удлиненной формы, с двойной мембраной и порами. Около ядер видны митохондрии (табл. I, *4*) и иногда микротела. Вблизи ядер также обнаружены отдельные цистерны эндоплазматического ретикулума, рибосомы (табл. I, *4*) и небольшие вакуольки со светлыми липидоподобными глобулами, которые окружены парами мембран в 2—3 слоя (табл. I, *5*). В клетках эпидермы обнаружены хлоропласты с тилакоидной системой (различимы граны и межгранные тилакоиды) (табл. I, *6, 7*). В пластидах эпидермы имеются светлые пластоглобулы и полости (табл. I, *6*). В некоторых случаях можно наблюдать, как вещество пластоглобул выделяется в вакуоль.

В вакуолях многих клеток палисадной паренхимы имеются «перфорированные» округлые тела. Вокруг них сосредоточено осмиофильное вещество (табл. II, *1*). В некоторых клетках мезофилла находится по 2—3 таких тела. В клетках палисадной паренхимы осмиофильное вещество (кроме перфорированных тел) может размещаться по периферии вакуоли в виде пояска (табл. I, *1*) либо заполнять всю вакуоль.

Клетки мезофилла, расположенные ближе к проводящему пучку, имеют в своих вакуолях липидоподобные включения с осмиофильным ободком (табл. II, *2*). Рядом с такими включениями имеются извитые двойные мембраны (табл. II, *3*). Скорее всего это производные липидов. По периферии клеток мезофилла вдоль клеточных стенок хорошо различаются хлоропласты (табл. I, *1*; II, *1*; III). В них видны пластоглобулы, светлые и осмиофильные (табл. II, *4*; III), а также продолговатые тела крахмальных зерен (табл. II, *5*). Тилакоидная система хлоропластов хорошо различима. В ней имеются граны и межгранные тилакоиды (табл. II, *6*; III). Граны часто состоят из 20 тилакоидов и более.

Важно отметить, что у всех мембран хлоропластов, митохондрий, ядер и эндоплазматического ретикулума наблюдался «обратный контраст» (negative contrast). Видимо, у ископаемого материала сохранились не сами мембраны, а их «тени», т. е. места, где они были. В противоположность этому укажем на прекрасную сохранность мембран, не участвующих в построении органелл, например мембран, расположенных вблизи липидоподобных отложений (табл. I, *5*; II, *3*). Аналогичные мембраны часто находятся возле хлоропластов, у стороны, примыкающей к клеточной стенке, а также в периплазматическом пространстве клеток эпидермы и мезофилла.

В проводящих пучках различимы ксилемная и флоэмная части (рис. 2, 4; табл. IV, *1*). Ксилема состоит из трахеальных элементов двух типов. Эти элементы различаются прежде всего своими размерами. Их можно разделить на крупные и мелкие. Крупные трахеальные элементы хорошо видны не только на ультратонких срезах, но и на тонких срезах в световом микроскопе (рис. 2, 4). Вторичные утолщения крупных трахеальных элементов обычно сплошные. Иногда они прерываются и образуют 1 или 2 поры (табл. IV, *2*).

Первичные клеточные стенки в порах не редуцированы (табл. IV, *2*). Мелкие трахеальные элементы примерно в 2 раза меньше элементов первого типа (табл. IV, *2*). Вторичные утолщения занимают, как правило, 1/3 периметра среза мелкого элемента. Бо́льшую часть составляют перфорации, в которых первичная оболочка редуцирована до фибрилл. Мелкие трахеальные элементы часто сжаты и в световом микроскопе практически неразличимы. Полости трахеальных элементов обоих типов заполнены светлым гомогенным веществом.

Клетки флоэмной части сильно сжаты. В некоторых случаях в клетках наблюдаются образования, похожие на пластиды ситовидных элементов (табл. IV, *3*). Согласно классификации H.-D. Behnke (1991a, b), их можно охарактеризовать как крахмалистые (*S*) пластиды. Среди сжатых клеток флоэмной части (на границе с губчатой паренхимой) встречаются небольшие округлые или продолговатые клетки, заполненные гомогенным плотным веществом, без каких-либо признаков наличия органелл (табл. IV, *4*). Возможно, это поперечные срезы нечленистых млечников (гуттовместилищ). В крупных проводящих пучках можно наблюдать до 6—7 предполагаемых гуттовместилищ (табл. IV, *1*). В некоторых продолговатых и сжатых клетках флоэмной части видны скопления митохондрий (табл. IV, *5*).

Обсуждение

В фитолейме листа *Eucommia palaeoulmoides* из нижнего миоцена Казахстана сохранились практически все структурные компоненты клеток. Какой-либо явной картины деградации клеток в образце не обнаружено, однако необходимо заметить, что органеллы сохранились в виде своеобразной «тени». Обратный контраст (negative contrast) мембран — явление, наблюдаемое не только у фоссильного, но и у гербарного материала. Подобное изменение мембран встречается и в клетках зафиксированных свежих образцов. Возможно, что обратный контраст — одна из стадий хорошо известного в палеонтологии явления замещения органического вещества минеральным. Наблюдаемая стадия еще целиком «органическая»: присущее растению вещество заменилось иным, пока тоже органическим.

Сохранность исследованной нами фитолеймы превосходит сохранность фоссилий из миоцена Clarkia и Succor Creek в Северной Америке (Niklas, 1982). Так, у образцов из американских местонахождений не обнаружен эндоплазматический ретикулум, в статье K. Niklas не говорится и о рибосомах. Особое внимание уделено сохранности ядер, так как они являются элементом, в первую очередь подверженным разрушению у ископаемого материала (Niklas, 1982). В исследованном нами образце *E. palaeoulmoides* имеются ядра, рибосомы и цистерны эндоплазматического ретикулума. Особенно интересны мембранные образования в клетках эпидермы и мезофилла, имеющие «нормальный контраст» (табл. I, *5*; II, *3*). Эти мембранные образования часто находятся в контакте с липидоподобными телами. Видимо, и в тех, и в других содержатся значительные количества фосфолипидов, являющихся основным компонентом мембран (Сим, 1985). Обратный контраст мембран, входящих в состав органелл (ядра, микротела, митохондрии с кристами, хлоропласты с тилакоидной системой), и «нормальный» вид мембранных образований, не участвующих в построении органелл (табл. I, *5*; II, *3*), вероятно, свидетельствуют о сохранности в ископаемых объектах преимущественно липидных компонентов, а не белковых.

Из скв. 138 анатомически исследованы и другие образцы, например фитолеймы плодов *Nyssa sibirica* Dorof. ex Zhil. (Arbuzova, Zhilin, 1994) и олиственных побегов *Sequoia abietina* (С. В. Викулин, личное сообщение, 1989) с хорошей сохранностью тонких структур (использованы световой и сканирующий электронные микроскопы). Согласно высказанным В. А. Броне-

вым с соавт. (1970) соображениям, превосходная степень сохранности многих растительных остатков в керне скв. 138 отчасти объясняется повышенной скоростью осадконакопления в оз. Круглом в раннем миоцене (25 млн лет назад). Следующим благоприятным условием для хорошей сохранности растений является длительная (в течение тысяч и миллионов лет) изоляция их от воздействия кислорода. Такая изоляция могла возникнуть вследствие того, что оз. Круглое образовалось в зоне множества разломов и небольшой участок (менее 1 км) карбонового плато, сложенного красно-бурым песчаником, начал опускаться, создавая грабен (Броневой и др., 1970). Скорость опускания днища грабена увеличивалась, видимо, из-за бурного развития диатомовой флоры [1] в молодом озере и усилившегося осадконакопления. Таким образом, захоронение остатков растений происходило весьма быстро, а изоляции способствовало образование своего рода «саркофага», дно и боковые стенки которого сложены карбоновыми песчаниками, а «крыша» 11-метровой толщины (на глубине 68—79 м) состоит из плотного слоя лигнита, возникшего в конце миоцена—начале плиоцена в период существования оз. Круглого в болотной стадии. Еще одним фактором сохранения растительных остатков в хорошем состоянии, который дает возможность изучать анатомические и ультратонкие структуры, является наличие кремнезема, обладающего консервирующим действием (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Кремнезем в изобилии наблюдается в седиментационном материале (створки диатомей), а также входит в состав клеточных стенок и вакуолей ископаемой *Eucommia.* Напомним также, что кремнезем обнаружен и в клетках современной *E. ulmoides* (Solereder, 1899).

Основным условием хорошей сохранности растительных объектов все же является их быстрое захоронение в бескислородной среде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Броневой В. А., Литвин П. А., Скрябина Н. С. Конседиментационный позднеолигоценовый грабен на северо-западе Тургайской низменности // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1970. Т. 45. Вып. 6. С. 67—72.

Жилин С. Г. Третичные флоры Устюрта. Л., 1974а. 124 с.

Жилин С. Г. Eucommia Oliv. 1. Виды, установленные по листьям и отпечаткам плодов // Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974б. Т. 1. С. 153—154.

Жилин С. Г. Порядок эвкоммиевые (*Eucommiales*) // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 254—259.

Жилин С. Г. Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене—раннем миоцене Казахстана // Комаровские чтения. 33. Л., 1984. С. 1—112.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989. 440 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Сим Э. Биохимия мембран. М., 1985. 110 с.

Яковлева О. В. Ультраструктура слизевых клеток эпидермы листа *Dirachma socotrana* (*Dirachmaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 50—56.

Arbuzova O. N., Zhilin S. G. Lignitised endocarps of *Nyssa sibirica* and their impressions from the Lower Miocene of northern Kazakhstan // Paleontol. Journ. 1994. N 4a.

Behnke H.-D. Distribution and evolution of forms and types of sieve-element plastids in the dicotyledons // Aliso. 1991a. Vol. 13. N 1. P. 167—182.

Behnke H.-D. Sieve element characters of *Myristicaceae*: nuclear crystals, *S*- and *P*-type plastids, nacreous wall // Nord. J. Bot. 1991b. Vol. 11. N 3. P. 333—344.

Niklas K. J. Differential preservation of protoplasm in fossil angiosperm leaf tissues // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. N 3. P. 325—334.

Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S.

---

[1] Наличие диатомей в глине было установлено одним из авторов (С. Г. Жилиным) при изучении гуттаперчевых нитей с помощью сканирующего электронного микроскопа в 1978 г.

Zhilin S. G. History of the development of the temperate forest flora in Kazakhstan, U.S.S.R., from the Oligocene to the Early Miocene // Bot. Rev. 1989. Vol. 55. N 4. P. 205—330.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 VI 1994

SUMMARY

Four leaf compressions of *Eucommia palaeoulmoides* Baik. are found in the Lower Miocene (Aquitanian) diatomaceous shales from core sample of borehole N 138, drilled in the bottom of the drained Krugloe Lake (Kustanay District, Republic Kazakhstan, the upper reaches of the Tobol river) in 1963. One of four leaf compressions of *E. palaeoulmoides* was studied using light (LM) and transmission electron (TEM) microscope. Cells of well-preserved upper and lower epidermis and mesophyll, as well as vascular bundles, are seen on thin cross-sections with a LM. Stomata are found in the lower epidermis. Virtually all cell organelles and their internal structure are visible on ultrathin sections (TEM): chloroplasts with thylakoid system, mitochondria with cristae, cisternae of the endoplasmic reticulum, nuclei and ribosomes. Some guttapercha containers are visible in the large vascular bundles. The outer cell walls of the upper epidermis are covered with relatively thin cuticle by dendrites.

It should be noted that all membranes of chloroplasts, mitochondria, nuclei and endoplasmic reticulum have «negative contrast». It gives an impression that fossil material retained not membranes themselves but shadows of or places occupied by membranes. On the other hand, the membranes not involved in organelle construction, e. g. membranes located near lipid-like sediments are very well preserved. Similar membranes are frequently observed near chloroplasts adjacent to the cell wall and also in the periplasmic space of the cells of the epidermis and mesophyll.

«Negative contrast» of membranes and such organelles as nuclei, mitochondria and chloroplasts, and «normal appearance» of membraneous structures that are not involved in organelle formation seems to indicate the much better preservation of lipid components in fossils than that of proteins. We can suppose that the «negative contrast» indicates one of the stages of the replacement of organic substance with mineral one which is a well-known phenomenon in palaeontology.

УДК 581.442 : 582.666
© 1994

Н. В. Шилова

РИТМ ЗАЛОЖЕНИЯ И СТРОЕНИЕ ПОБЕГОВ ВИДОВ РОДА *CLAYTONIA* (*PORTULACACEAE*) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ СИБИРИ

N. V. SHILOVA. RHYTHM OF SHOOT INITIATION AND STRUCTURE IN *CLAYTONIA* (*PORTULACACEAE*) SPECIES IN THE NORTH-EAST OF SIBERIA

Изучали особенности роста листьев и заложение зачаточных побегов видов *Claytonia acutifolia*, *C. eschscholtzii*, *C. arctica*, *C. tuberosa*, растущих в восточной части Чукотского п-ова и на о-ве Врангеля. У всех растений продолжительность развертывания 3—5 листьев почти совпадает с временем, которое затрачивается на заложение такого же числа листьев (15—18 и 12—19 сут; 24 и 24—30 сут). У видов секции *Caudicosae* развертывание листьев происходит несколькими порциями; рост листьев продолжительный (до 30—40 сут); внутрипочечный рост происходит в течение от 12—19 до 24 сут, пластохрон — 1.2—3 (6) сут. У видов секции *Claytonia* листья развертываются все сразу и время их роста короче (до 10 сут); отчленение 3 листовых зачатков продолжается 9—12 сут, пластохрон — 3—6 сут. Самый длительный период роста отмечен у гемикриптофитов *C. acutifolia* и *C. eschscholtzii* на Чукотском п-ове, самый короткий — у гемикриптофита *C. arctica* на о-ве Врангеля и у геофита *C. tuberosa* на Чукотском п-ове.

В настоящее время ритмы, скорость и продолжительность формообразовательной деятельности конуса нарастания растений в разных условиях сравниваются только в самых общих чертах, так как соответствующие временные параметры пока еще определяются в редких работах. Пробел в фактическом материале о заложении побегов в единицу времени не позволяет корректно сравнивать особенности роста растений разных природно-климатических зон. Исследования в этом направлении особенно актуальны для экстремальных условий тундр и высокогорий в связи с коротким периодом вегетации и низкими температурами. Кроме того, структуру нельзя правильно понять, если рассматривать ее в отрыве от временно́й организации.

Ранее по одной программе было проведено изучение растений в тундрах Чукотского п-ова, п-ова Камчатка и о-ва Врангеля (Шилова, 1988). При сравнении видов из разных семейств (*Ericaceae, Saxifragaceae, Primulaceae*) в экстремальных условиях выявлены закономерности временно́й организации ростовых процессов, лежащие в основе морфогенеза горно-тундровых растений восточного сектора Субарктики и Арктики. В жестких климатических условиях высокогорий и тундровой зоны отбор растений шел по пути макро- и микрофиллии. Отбирались растения, у которых заложение фитомеров происходило в очень сжатые сроки небольшими порциями при относительно длинном пластохроне или большими порциями при коротком пластохроне (Шилова, 1988).

Настоящая статья является продолжением серии работ о ритмах заложения и роста листьев у горно-тундровых растений в условиях Севера. Виды небольшого рода *Claytonia* интересны по своей биологии и отличаются удивительным разнообразием способов роста. Th. Holm (1905, 1913) отнес их к семи биологическим типам; среди них встречаются травянистые многолетние и однолетние розеточные растения с корневищами, надземными и подземными

столонами и клубнями, гемикриптофиты и геофиты. Виды этого рода представлены растениями с суккулентными перезимовывающими и летнезелеными листьями. Строение вегетативных органов положено в основу распределения видов этого рода между секциями и заслуживает самого пристального внимания. Однако эти вопросы еще мало рассматриваются в литературе (Holm, 1905, 1908, 1913; Вихирева-Василькова, 1963; Гаврилюк, 1966; Шилова, 1979). Цель данной работы — сравнительное исследование строения побегов и ритмов роста у арктоальпийских видов *Claytonia*, встречающихся в восточном секторе Субарктики и Арктики.

Во флоре территории бывшего СССР представлены 8 из 35 видов (Willis, 1973; Черепанов, 1981) небольшого рода *Claytonia*, распространенных в тундровой зоне и в горных районах умеренной зоны Восточной Сибири и на северо-западе Северной Америки. Рассматриваемые 4 вида этого рода входят в 2 секции. Секция 1. *Claytonia*: *C. tuberosa* Pall. ex Schult. — клейтония клубневидная; секция 2. *Caudicosae* A. Gray: *C. acutifolia* Pall. ex Schult. — к. остролистная, *C. arctica* Adam. — к. арктическая, *C. eschscholtzii Cham.* — к. Эшшольца. *C. tuberosa* — восточносибирско-западноамериканский вид, *C. acutifolia, C. arctica* — восточносибирские виды, *C. eschscholtzii* — чукотско-западноамериканский вид (Юрцев и др., 1979).

Материал и методика

Материал для исследования *C. arctica* собирали в 1972—1973 гг. на о-ве Врангеля, *C. acutifolia, C. eschscholtzii, C. tuberosa* — в 1976 и 1977 гг. на востоке Чукотского п-ова в пос. Лаврентия во время работы Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН).

Для исследования ритмов заложения листьев собирали вегетативные побеги средневозрастных генеративных особей в популяции в июле и августе через каждые 5—7 сут. Сбор материала проводили в 10—15-кратной повторности и фиксировали его в 75%-м спирте. При препарировании верхушечных почек и верхушек побегов под микроскопом МБС-1 определяли число зачатков листьев, заложенных за лето; определяли пластохрон (в часах и сутках), выявляли его изменение в течение вегетационного периода, ритмы и продолжительность органогенеза. Изменения скорости заложения листьев сопоставляли с изменением хода среднесуточной, максимальной и минимальной за сутки температур в период летних месяцев и фенологическими фазами растений. Подтверждением достоверности полученных данных является небольшая степень варьирования числа фитомеров в пределах одной пробы. Сравнение кинетики формообразовательных процессов проводилось на основании временны́х единиц роста (пластохронов, в единицу времени) и периодов внутрипочечного роста, в течение которых отчленяются листья одного цикла или нескольких.

Результаты исследования

C. acutifolia, C. eschscholtzii, C. arctica — стержнекорневые моноподиально нарастающие розеточные травянистые гемикриптофиты. У *C. acutifolia* и *C. eschscholtzii* образуется утолщенный, до 2 см в диам. и 5—6 см дл., мясистый каудекс, цилиндрический или обратноконический (рис. 1). Основная масса корней сосредоточена на глубине до 20—30 см. Среди вертикальных корней выделяются 4—6 длинных и толстых слабо ветвящихся боковых корня второго порядка. Горизонтальные корни (чаще их 2) достигают 10—15 см в дл. Корни третьего и более высоких порядков короткие и тонкие. У *C. arctica* каудекс тоньше и короче, вертикальные корни развиты меньше, чем у других видов, но горизонтальные корни более 50 см дл. расположены несколькими ярусами на

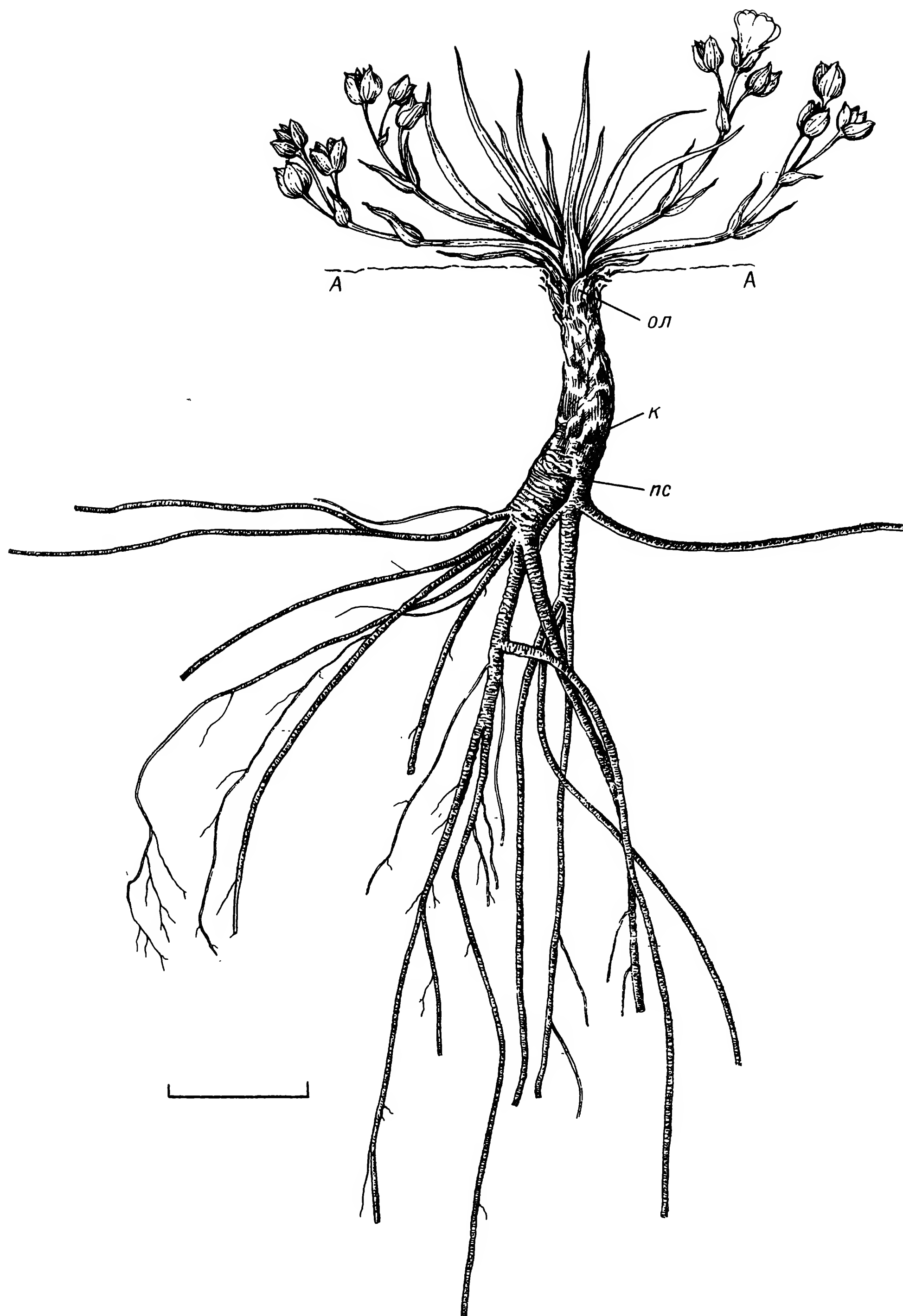


Рис. 1. Стержнекорневой розеточный гемикриптофит *Claytonia eschscholtzii*.

А—А — поверхность почвы. *к* — каудекс, *ол* — основание листьев, *пс* — поперечная складчатость корней. Масштабная линейка — 3 см.

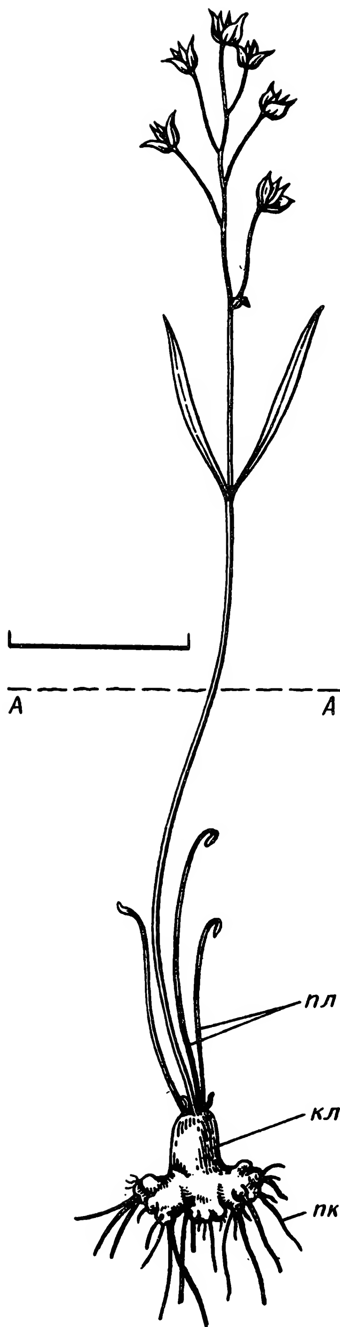


Рис. 2. Стеблеклубневой безрозеточный геофит *Claytonia tuberosa.*

А—А — поверхность почвы. *кл* — клубень, *пк* — придаточные корни, *пл* — подземные листья. Масштабная линейка — 3 см.

глубине 5, 11 и 16 см. На толстых главном и боковых корнях, как и на гипокотиле, заметно выделяются поперечные складки: корни контрактильные. Надземная часть растений поднимается на 3—5 см над поверхностью почвы, но к осени, когда проявляется втягивающая деятельность корней, верхушки побегов погружаются в почву.

Вегетативные побеги розеточные, полициклические, их нарастание за счет верхушечной почки может продолжаться, вероятно, в течение всей жизни растений. В связи с этим интересно привести данные В. А. Гаврилюка (1966) о том, что для *C. acutifolia* возраст 150—200 лет еще не является предельным. Годичные розеточные побеги очень короткие, до 3 мм дл. у *C. acutifolia, C. eschscholtzii* и 8—12 мм дл. у *C. arctica.* Ежегодно образуется розетка, состоящая из 7—11 листьев у *C. acutifolia*, *C. eschscholtzii* и из 12—20 (26) листьев у *C. arctica.* Перезимовывают наполовину развернувшиеся зачатки листьев, которые достигнут окончательных размеров в следующем году. Дифференциация годичных побегов на зоны слабо выражена, и все междоузлия остаются короткими. Почки открытые, но они защищены влагалищами многих отмерших и молодых листьев. В связи с тем что отделительный слой не образуется, влагалища старых листьев в количестве 30 и более, отмирая, плотно спрессовываются и составляют толстый многослойный футляр, до 2 см в диам. и до 3—5 см в дл.

Емкость верхушечных почек большая — от 18 до 24 зачатков листьев у *C. acutifolia*, *C. eschscholtzii* и 35—60 — у *C. arctica.* Примерно такое же число (45—65) листьев в почках осенью отмечала для этого растения и В. В. Вихирева-Василькова (1963). Наши исследования показали, что в зимующих почках *Claytonia* одновременно присутствуют зачатки листьев 2—3 генераций и внутрипочечное развитие их листьев продолжается от 2 (*C. acutifolia*) до 3 лет и более (*C. arctica*). Интересно отметить, что сближенные на верхушке зачатки листьев, относящиеся к разным генерациям, различаются размерами. По мере их разрастания в процессе видимого роста разница в размерах между листьями, принадлежащими к разным генерациям, сохраняется: они продолжают разрастаться группами.

Основания молодых зачатков листьев сильно разрастаются в длину и ширину, образуя трубку, которая охватывает расположенный в чашевидном углублении конус нарастания вместе с находящимися около него самыми молодыми листовыми примордиями. Такое положение конуса нарастания, как

и образование своеобразной трубки из разросшихся оснований (влагалищ) листьев, особенно характерно для однодольных. В стебле образуется меристема первичного утолщения, и происходит расширение оси в поперечном направлении за счет первичного роста сердцевины и коры (Шилова, 1979).

В пазухе почти всех листьев на втором году их жизни в почке начинается заложение цветков. Репродуктивные побеги зацветают в год, когда развертываются их кроющие листья. Они удлиненные, моноциклические, обычно с 2 супротивными листьями. Ежегодно на годичных побегах развиваются у *C. acutifolia* чаще 3—7, а у *C. arctica* от 6 до 12 репродуктивных побегов. Ветвление *Claytonia* наблюдается очень редко и, как правило, начинается поздно. Только в редких случаях, когда верхушки моноподиально нарастающих растений бывают повреждены, боковые побеги могут образоваться относительно рано на расстоянии 2—3 годичных приростов от верхушки.

C. tuberosa — стеблеклубневой безрозеточный травянистый геофит (рис. 2). На глубине 12—14 см в почве развиваются многолетние запасающие клубни, которые разрастаются больше в ширину, чем в длину, и имеют мочки коротких и тонких придаточных корней. У молодых веретеновидных клубней около 2 мм шир., длина которых в 2—3 раза превышает ширину, придаточные корни образуются только на их базальном конце. Позднее клубни заметно утолщаются в поперечнике. В результате значительного разрастания в местах наибольшего сосредоточения корней клубни до 11—12 мм шир. становятся округло-пятигранными. У клубней 21—22 мм шир. в связи с дальнейшим ростом и образованием придаточных корней расчлененность выражена еще больше.

Моноподиально нарастающая верхушка многолетнего клубня находится под землей. Емкость верхушечных почек небольшая — 6—8 зачатков листьев. В пазухе 4—6-го листьев от конуса нарастания в год, предшествующий цветению, закладываются цветки. В конце июля под землей образуются этиолированные листья с маленькими пластинками на длинных черешках. Следующей весной, когда они выходят на поверхность почвы, их рост заканчивается.

Заложение листьев на конусе нарастания

У видов *Claytonia* рост продолжается сравнительно долго (Шилова, 1979). Свойственный растениям этого рода более продолжительный период роста

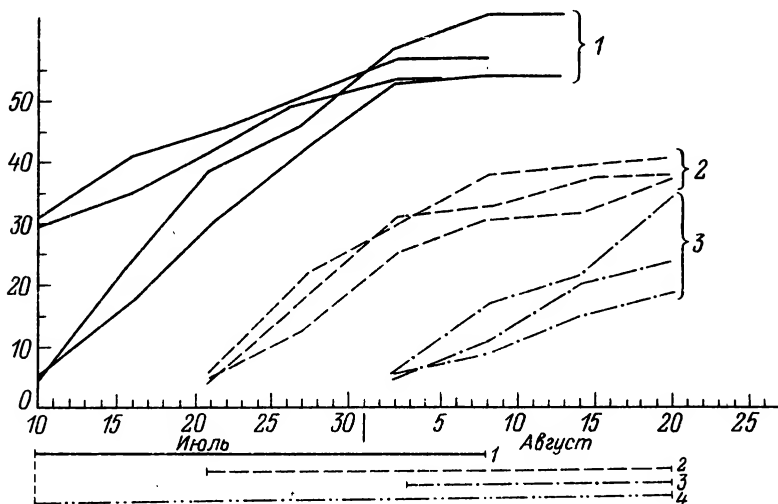


Рис. 3. Рост листьев *Claytonia eschscholtzii.*

1—3 — порции листьев; *4* — общая продолжительность роста всех листьев в течение лета. По оси абсцисс — дни; по оси ординат — длина листьев, мм.

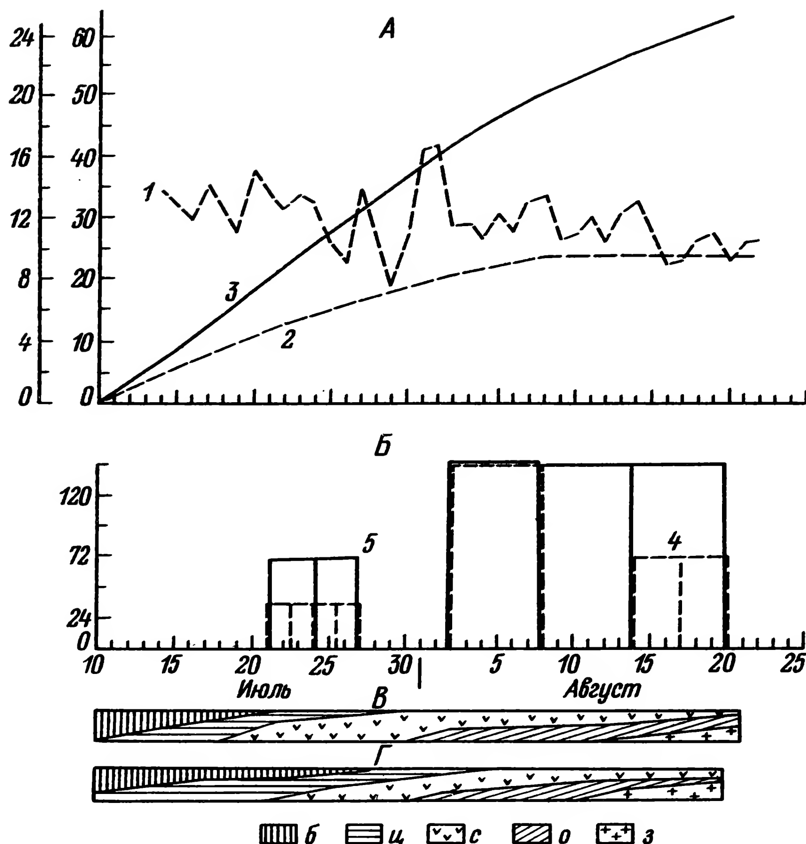


Рис. 4. Заложение листовых зачатков, фенологическое развитие и рост листьев *Claytonia acutifolia* и *C. eschscholtzii* в 1977 г.

А — ход среднесуточной температуры на участке на высоте 10 см от поверхности почвы (*1*) и рост листьев (*2*, *3*). По оси абсцисс — даты сбора материала; по осям ординат: слева — температура, °С, справа — прирост, мм. *Б* — продолжительность заложения фитомеров летом и изменение пластохрона в ходе заложения зачатков листьев. По оси абсцисс — даты сбора материала; по оси ординат — пластохрон, ч. *В*, *Г* — фенологическое развитие; *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *с* — плодоношение, *о* — опадение семян, *з* — засыхание листьев. *2*, *4*, *В* — *C. acutifolia*; *3*, *5*, *Г* — *C. eschscholtzii*. Число столбиков соответствует числу заложенных листьев; высота столбиков — относительная продолжительность пластохрона, разрывы между ними — паузы.

зависит от того, что листья не только долго растут, но и развертываются последовательно. Так, у *C. eschscholtzii* одновременно растут 2—3 листа, и их рост продолжается около месяца. Когда рост этих листьев замедляется, начинают интенсивно расти следующие (рис. 3). Продолжительность роста всех образовавшихся на годичных побегах ассимилирующих листьев составляет 36—40 сут.

По наблюдениям на Чукотском п-ове в 1976 и 1977 гг., рост листьев *C. acutifolia* продолжался 30—40 сут (15 VII—15 VIII; 10 VII—20 VIII). Заложение листьев началось во второй половине июля и продолжалось в августе (16 VII—9 VIII; 21 VII—20 VIII). За 24—30 сут на конусе нарастания появились 5—7 листьев, пластохрон которых составлял от 1.5 до 3—6 сут. Наиболее интенсивные ростовые процессы были приурочены к фенофазе цветения (точнее, ко времени перехода от массового цветения к отцветанию и образованию незрелых семян). В 3-й декаде июля быстро появлялись листья, медленнее по 1 и по 2 — в августе (рис. 4). Удлинение пластохрона в начале августа, возможно, объясняется некоторым понижением температуры, но следующее удлинение пластохрона во 2-й декаде августа едва ли можно связать со

сколько-нибудь значительными изменениями температуры. Отчленение первых 2 и следующих 3 листьев в 1976 г. разделяла 6-дневная пауза; в 1977 г. этот процесс дважды (после образования 4 и 5 листьев) приостанавливался, и полный пассивный интервал в этом году оказался не 6-, а 12-дневным.

Таким образом, растения этого вида характеризуются следующими особенностями: видимый рост и внутрипочечный рост частично совпадают во времени, но видимый продолжительнее внутрипочечного; листья развертываются несколькими порциями, закладываются за один период. Один период заложения листьев и период развертывания одной порции листьев почти совпадает. Летом закладывается порция из 5 листьев, что соответствует числу листьев, составляющих один цикл (филлотаксис 2/5). В календарном году бывает только один однотактный период; $П_{акт}$ — период времени, в течение которого листья закладываются более или менее активно в календарном году, — 18 сут; $П_{пасс}$ — полный пассивный интервал времени, когда зачатки не закладываются, — от 6 до 12 сут; $П_{г}$ — длительность внутрипочечного роста в календарном году — 24—30 сут (см. таблицу).

Основные показатели ростовых процессов при формировании годичных побегов видов рода *Claytonia*

Виды	Число зачатков листьев, появившихся летом	Число листьев в цикле	Продолжительность заложения листьев летом, сут	$П_{акт}$, сут	Пластохрон, сут
C. tuberosa	3	5	9—12	9—12	3—6
C. acutifolia	5—7	5	24—30	18	1.5—6
C. arctica	6	8	12—19	12—19	1.2—6
C. eschscholtzii	5	5	24—30	24	3—6

В 1972 и 1973 гг. на о-ве Врангеля продолжительность роста всех листьев *C. arctica* составляла около 25—30 сут (рис. 5). Развертывание одной порции листьев продолжалось 15—18 сут. Во второй половине июля и в 1-й декаде августа (29 VII—10 VIII; 17 VII—5 VIII) за 12—19 сут появились 6 зачатков листьев. В начале августа 1976 г. пластохрон замедлился до 6 сут, но остальные появившиеся в 1-й декаде августа листья закладывались значительно быстрее — через 1.2 сут (рис. 5). Это изменение величины пластохрона нельзя объяснить изменением температуры: в это время минимальная суточная и среднесуточная температуры были не выше, а даже несколько ниже, чем в конце июля. Более медленное и растянутое заложение листьев, которое было отмечено в 3-й декаде июля 1973 г., наступило, по-видимому, в связи с резким понижением температуры: в это время минимальная суточная температура понизилась до —3, —5 °C и выпал снег. В целом в связи с более низкими температурами в 1973 г. заложение листьев происходило медленнее, чем в предыдущем году.

Суммируя сказанное, можно отметить, что ростовые процессы *C. arctica* отличаются следующим: видимый рост и внутрипочечный рост идут почти одновременно, но продолжительность внутрипочечного несколько короче видимого, он всегда однотактный. Развертывание одной порции листьев по времени близко к продолжительности всего периода внутрипочечного роста (15—18 и 12—19 сут). Каждый год во второй половине лета непрерывно закладывается порция из 6 листьев, что близко к числу фитомеров, составляющих цикл (2/5—3/8). Период заложения листьев простой, однотактный, $П_{акт}$ — от 12 до 19 сут, пластохрон листьев — чаще 1.2—3.5 сут, $П_{г}$ — 12—19 сут.

У растений *C. eschscholtzii* на Чукотском п-ове в 1976 и 1977 гг. рост листьев продолжался 35—40 сут (15 VII—20 VIII; 10 VII—20 VIII), рост одной порции листьев занимал 24—30 сут; заложение листьев происходило во второй

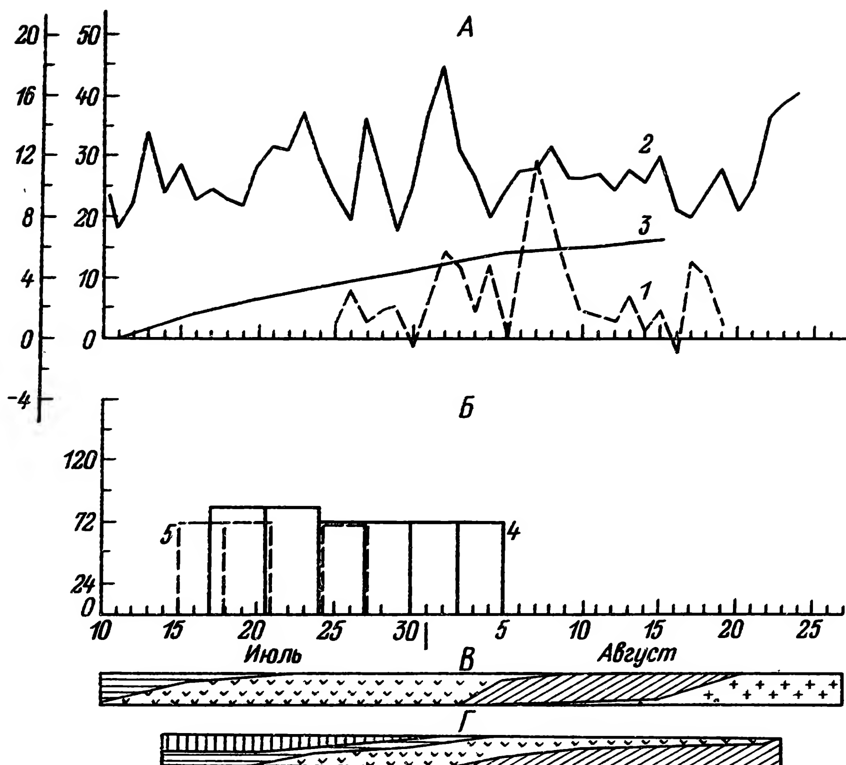


Рис. 5. Заложение зачатков листьев, фенологическое развитие и рост листьев *Claytonia arctica* (1973 г.) и *C. tuberosa* (1977 г.).

А — ход среднесуточной температуры на высоте 10 см от поверхности почвы на участке с *C. arctica* (*1*), *C. tuberosa* (*2*) и рост листьев (*3*). *Б* — продолжительность заложения фитомеров летом и изменение пластохрона в ходе заложения зачатков листьев. *3, 4, В* — *C. arctica* (1973 г.); *5, Г* — *C. tuberosa* (1977 г.). Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

половине лета (15 VII—8 VIII; 2 VII—20 VIII). За 24—30 сут образовались 5 листьев, которые отчленялись непрерывно как одна порция, их пластохрон — 3—6 сут (рис. 4). Особенно быстро (через 3 сут) закладывались листья в 3-й декаде июля, в остальное время они появлялись медленнее (через 6 сут). В конце июля—начале августа 1977 г. отмечена 6-дневная факультативная пауза. Она разделила активную часть внутрипочечного роста на две, отделив заложение первых 2 листьев от последующих 3. Несмотря на то что заложение всех листьев в 1977 г. заняло несколько больше времени, чем в 1976 г., оба года активное заложение листьев было 24-дневным.

В целом можно отметить, что разные ростовые процессы у *C. eschscholtzii*, как и у других видов *Claytonia*, осуществляются почти одновременно, но видимый рост продолжается дольше внутрипочечного. Развертывание одной порции листьев и продолжительность одного периода внутрипочечного роста по времени почти совпадают (24 и 24—30 сут). В течение лета закладывается порция из 5 листьев, что соответствует их числу в цикле (2/5). Период заложения листьев простой, однотактный; $П_{акт}$ — 24 сут, $П_{пасс}$ — до 6 сут, $П_{г}$ — 24—30 сут.

У растений *C. tuberosa*, по наблюдениям на Чукотском п-ове в 1976 и 1977 гг., листья развертывались все сразу в течение 1—1.5 недель и их рост почти заканчивался ко второй половине июля. Вслед за этим началось заложение листьев, которое оказалось приуроченным ко второй половине июля и совпало с фенофазой цветения (15 VII—27 VII). За 12 сут в 1976 г. при температуре от 4 до 8 °С образовалась порция из 3 зачатков листьев, пластохрон

которых был от 3 до 6 сут (рис. 5). В 1977 г. активное заложение листьев продолжалось 9 сут, но между появлением первых 2 листьев и следующего листа наступила непродолжительная пауза.

Наблюдения показали, что растения этого вида отличаются от других видов *Claytonia* и характеризуются быстрыми темпами и короткой продолжительностью ростовых процессов, причем заложение листьев наступает после того, как рост листьев заканчивается; развертывается только одна порция листьев. В течение июля закладываются всего 3 листа, что меньше числа листьев, составляющих цикл (2/5), периоды разрастания и заложения листьев сходны (7—10 и 9—12 сут). Период заложения листьев простой, однотактный, $П_{акт}$ — 9—12 сут, $П_{пасс}$ — до 3 сут, пластохрон — чаще 3 сут.

Обсуждение

Резюмируя результаты сравнительного исследования ростовых процессов у видов рода *Claytonia*, следует отметить следующие особенности. Отличительной чертой видов секции *Caudicosae* является продолжительный рост листьев за счет того, что развертывание листьев осуществляется несколько раз в течение лета, порциями. Одновременно с развертыванием заложенных в предыдущем году листьев происходит заложение новых, но внутрипочечный рост заканчивается скорее видимого. Наибольшая интенсивность всех ростовых процессов выявлена в июле. В течение лета закладываются 5—7 листьев, что близко к числу листьев, составляющих один цикл (5 и 8). Активно этот процесс продолжается от 12—19 до 24 сут, однако за счет факультативных пауз он может затягиваться до 30—36 сут; пластохрон — от 1.2—3 до 6 сут. Период внутрипочечного роста обычно однотактный.

Интересно, что у растений одного и того же вида продолжительность развертывания 3—5 листьев почти совпадает с временем, которое затрачивается для заложения такого же числа зачатков листьев. У *C. arctica* эти процессы продолжаются более короткое время (15—18 и 12—19 сут), длительнее они протекают у *C. eschscholtzii* (24 и 24—30 сут).

У видов секции *Claytonia* листья развертываются все сразу и продолжительность их роста короче; заложение листьев следующего года начинается после разрастания листьев, заложенных в предыдущем году; активное отчленение 3 зачатков листьев продолжается 9—12 сут.

При низкой минимальной суточной температуре, которая установилась на о-ве Врангеля в 1973 г. во второй половине июля, у *C. arctica* листья появлялись довольно быстро и одной порцией. У других видов этого рода, произрастающих на Чукотском п-ове, несмотря на то что заложение листьев происходило при более высокой температуре (4—8 °C), этот процесс шел медленнее, чередуясь с паузами, и общая продолжительность внутрипочечного роста оказалась более растянутой. Эти различия в скорости заложения листьев, по всей вероятности, объясняются их разной реакцией на изменение температуры. Связь между скоростью внутрипочечного роста и температурным фоном более заметна, когда эти процессы сравниваются в годы с разными погодными условиями, и особенно на фоне холодного лета. Довольно быстрое заложение листьев *C. arctica*, несмотря на низкие температуры, свидетельствует в пользу значительной независимости этого процесса от температурного фактора.

Виды рода *Claytonia* различаются по продолжительности периодов как видимого, так и внутрипочечного роста. Более продолжительный рост наблюдался у произрастающих на Чукотском п-ове гемикриптофитов *C. acutifolia* и *C. eschscholtzii*. Самый короткий период роста выявлен у *C. arctica* на о-ве Врангеля и *C. tuberosa* на Чукотском п-ове, однако эти виды резко различаются. У гемикриптофита *C. arctica* короткий период заложения листьев сочетается с коротким пластохроном, емкость почек большая; у геофита *C. tuberosa*

короткий период роста, но пластохрон длинный, емкость почек небольшая. Эти виды представляют разные морфологические ряды. При сравнении стержнекорневых и клубнеобразующих клейтоний было выявлено, что существенные различия в их строении обусловлены особенностями роста листьев. Именно в связи с ростом и заложением листьев становятся понятными сходство и различия в строении вегетативных органов, наблюдаемые у входящих в одну секцию гемикриптофитов *C. acutifolia, C. eschscholtzii, C. arctica. C. arctica* характеризуется короткими периодами роста и заложения фитомеров в году и формированием листьев в почке в течение нескольких лет. У клубнеобразующих клейтоний с коротким периодом вегетации в верхушечных почках закладывается минимальное число листьев, а затем они слабо разрастаются и быстро отмирают. Таким образом, виды рода *Claytonia* отличаются от многих распространенных в гипоарктических и арктических тундрах растений, у которых листья развертываются летом однажды, внутрипочечный рост продолжается дольше видимого и рост происходит в более сжатые сроки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вихирева-Василькова В. В. О почках возобновления арктических растений // Бот. журн. 1963. Т. 47. № 12. С. 1141—1151.

Волкова Е. В. Семейство *Portulacaceae* // Арктическая флора СССР. М.—Л., 1966. Вып. 5. С. 183—192.

Гаврилюк В. А. К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова // Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.—Л., 1966. Вып. 8. С. 226—248.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шилова Н. В. Анатомическое строение верхушки побега розеточных видов *Claytonia* L. (*Portulacaceae*) северо-востока СССР // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 560—572

Шилова Н. В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л., 1988. 212 с.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—123.

Holm Th. Claytonia Gronov. A morphological and anatomical study // Mem. Nation. Acad. Sci. 1905. Vol. X. P. 25—37.

Holm Th. Observations on seedlings of North American phanerogamous plants // Ottawa Nat. 1908. Vol. 22. P. 235.

Holm Th. Types of *Claytonia* Gronov // Mindeskr. Japet. Steenstrup. København. 1913. Vol. 21. P. 1—11.

Willis J. Chr. A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge, 1973. 1333 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 IV 1994

SUMMARY

The features of leaf growth and shoot initiation within the buds of *Claytonia acutifolia, C. eschscholtzii, C. arctica, C. tuberosa* (*Portulacaceae*) from the eastern part of Chuckcni peninsula and Wrangel island have been studied. In plants of all species the duration of 3—5 leaf growth is almost equal to the duration of the initiation of 3—5 leaf primordia (15—18 and 12—19 days; 24 and 24—30 days). In plants of the section *Caudicosae* leaves grow for 30—40 days, organogenesis lasts from 12—19 to 24 days in July and August, leaf plastochron usually lasts 1.2—3 (6) days. In the species of the section *Claytonia* the leaf growth is shorter, shoot initiation lasts 9—12 days, plastochron usually lasts 3—6 days. The hemicryptophytes (*C. acutifolia, C. eschscholtzii*) from Chuckchi peninsula have the longest period of growth. The hemicryptophyte *C. arctica* from Wrangel island and geophyte *C. tuberosa* from Chuckchi peninsula are characterized by shorter growth period and their plastochrons are different.

УДК 581.9 (571.651)
© 1994

В. В. Петровский, Т. В. Плиева

О ФЛОРЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

V. V. PETROVSKY, T. V. PLIEVA. ON THE FLORA OF CHUCKCHI PENINSULA

Приведены данные о видовом составе 7 локальных флор (ЛФ) Чукотского п-ова. Обсуждаются границы ареалов отдельных видов и проблемы флористических рубежей на полуострове. Предложен новый вариант разграничения Приамгуэмского и Колючинского флористических округов Чукотской провинции Арктической области.

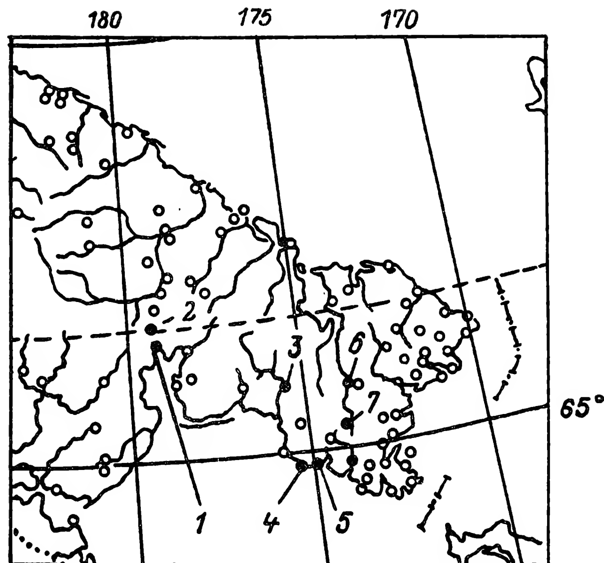
Чукотский п-ов по праву считается одним из интереснейших регионов Арктической флористической области. Богатство и разнообразие флоры, наличие многочисленных флористических рубежей на этой территории неизменно привлекают внимание исследователей. Рассмотрению целого ряда проблем, связанных с флорой полуострова, посвящены многочисленные публикации (Дервиз-Соколова, 1966; Тихомиров, Гаврилюк, 1966; Кожевников, 1973, 1978; Юрцев, 1973, 1974, 1977; Юрцев и др., 1978, и др.). Вместе с тем до настоящего времени в очень немногих публикациях характеризуются конкретные флористические ситуации в отдельных пунктах и частях этой территории. Авторы сочли возможным опубликовать материалы по 7 локальным флорам, относящиеся к району, где предположительно намечается заметный рубеж — граница двух подпровинций Чукотской флористической провинции (Юрцев, 1974; Юрцев и др., 1978). Изучены следующие локальные флоры: «Пос. Эгвекинот» (ЛФ-1), «Перевал Искатень» (ЛФ-2), «Р. Ватамкайваам» (ЛФ-3), «Пос. Нунлигран» (ЛФ-4), «Оз. Аччён» (ЛФ-5), «Оз. Иони» (ЛФ-6), «Р. Ионивеем» (ЛФ-7) (см. рисунок).

Приведенные далее флористические списки (табл. 1) составлены на основе полевых наблюдений авторов и гербарных коллекций, собранных с их участием, с привлечением материалов, доставленных другими коллекторами, и данных, уже опубликованных ранее.[1] Основная часть материалов была собрана в течение полевых сезонов 1967—1973 гг., и примерно в это же время началась частичная их публикация (Юрцев и др., 1973, 1975).

Район, включающий в себя территорию 7 обследованных локальных флор, простирается от залива Креста на западе до р. Ионивеем на востоке и в основном занимает южную часть полуострова с более гористым и расчлененным рельефом, нежели пространства, находящиеся севернее. Заметная геоморфологическая неоднородность этого района определяет экологическое разнообразие местообитаний и соответствующую дифференциацию локальных флористических комплексов, выражающуюся в конкретных различиях видового состава локальных флор, которые приведены в табл. 2.

Сравнивая видовой состав 7 локальных флор Чукотского п-ова, нельзя не отметить, что флоры западной части этой территории имеют значительное

[1] Семейства и роды приводятся в списке по системе Энглера, названия видов — в соответствии с «Арктической флорой СССР» и сводкой С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР» (1981).



Расположение территорий локальных флор (ЛФ).

1 — «Пос. Эгвекинот», *2* — «Перевал Искатень», *3* — «Р. Ватамкайваам», *4* — «Пос. Нунлигран», *5* — «Оз. Аччён», *6* — «Оз. Иони», *7* — «Р. Ионивеем».

сходство с флорами соседнего района Амгуэмской котловины (ср.: Петровский, Плиева, 1990), тогда как ЛФ восточной части более сходны с ЛФ района, примыкающего к Берингову проливу (ср.: Секретарева, 1993). Вместе с тем, прослеживая очень постепенное изменение состава ЛФ и соотношения в них долготных географических элементов в направлении запад—восток (табл. 3), очень непросто определить рубеж, сколько-нибудь заметно индицирующий качественное различие этих ЛФ в общем географическом ряду.

Уже неоднократно обращалось внимание на чрезвычайно сложную флористическую ситуацию (с точки зрения типологии ЛФ и проблем флористического районирования) в западной части Чукотского п-ова (Кожевников, 1973; Юрцев, 1974; Петровский, Плиева, 1990, 1994). Основываясь на многочисленных материалах, Б. А. Юрцев (1974) относит западную часть обсуждаемой нами территории к переходному Приамгуэмскому округу, однако восточная граница этого округа проведена в известной мере как предварительный (предполагаемый) рубеж, не обоснованный в то время достаточными фактическими данными. Публикуемые нами материалы заметно дополняют информацию о распространении отдельных видов в обсуждаемом районе и тем самым облегчают установление границ отдельных флористических выделов.

Протяженность рассматриваемого нами района с запада на восток составляет более 300 км и около 200 км по фронту (с севера на юг). На этой территории фиксируются границы ареалов целой серии видов, и эти границы прослеживаются в довольно узких полосах, которые в известной мере могут рассматриваться в качестве флористических рубежей.

В районе пос. Эгвекинот — 32 км проходят восточные границы ареалов *Helictotrichon dahuricum, Roegneria jacutensis, Salix krylovii, S. tschuktschorum, Rumex graminifolius, Stellaria peduncularis, Delphinium maydellianum, Saxifraga punctata, S. redofskyi, Potentilla stipularis, Dryas grandis, Oxytropis vassilczenkoi* subsp. *substepposa, Pachypleurum alpinum*; здесь же фиксируются западные пределы распространения *Lycopodium alpinum, Calamagrostis arctica, Carex ledebouriana, C. nesophila, Minuartia elegans, Papaver macounii, Cardamine*

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав локальных флор

Виды	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5	ЛФ-6	ЛФ-7
Woodsia alpina (Boelt.) S. F. Gray	+	—	—	—	—	—	—
W. glabella R. Br.	+	—	+	+	+	+	—
W. ilvensis (L.) R. Br.	+	+	—	—	+	+	—
Cystopteris dickieana R. Sim.	+	+	—	—	+	+	—
Dryopteris fragrans (L.) Schott	+	—	—	—	—	+	—
Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl	—	—	—	+	—	—	—
Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	+	+	+	+	+	+	+
E. palustris L.	+	—	—	—	—	—	—
E. scirpoides Michx.	+	+	—	+	+	—	—
E. variegatum Schleich.	—	+	+	—	—	—	—
Lycopodium alpinum L.	+	+	+	+	—	+	+
L. pungens (Desv.) La Pyl. ex Kom.	+	—	—	—	—	—	—
L. clavatum L. subsp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Sel.	—	—	—	—	+	—	—
L. selago L. subsp. *arcticum* Tolm.	+	+	+	+	+	+	+
Selaginella sibirica (Milde) Hieron	+	+	+	—	+	+	—
Sparganium hyperboreum Laest.	—	—	—	—	—	+	+
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	+	+	+	+
H. pauciflora R. Br.	+	+	—	—	—	+	+
Alopecurus alpinus Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz.	+	+	+	+	+	+	—
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal.	+	+	+	+	+	+	+
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	+	+	+	—	+	+	+
Agrostis kudoi Honda	+	—	+	—	+	+	+
Calamagrostis arctica Vasey	+	+	+	+	+	+	—
C. deschampsioides Trin.	+	—	—	+	—	+	—
C. holmii Lange	+	+	—	+	+	+	+
C. langsdorffii (Link) Trin.	+	+	+	+	+	+	+
C. lapponica (Wahlenb.) G. Hartm.	+	+	+	—	—	+	+
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	—	—	+	—	—	+	+
C. purpurascens R. Br.	+	+	+	—	—	—	—
C. purpurea (Trin.) Trin.	—	—	+	—	—	+	+
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	+	+	+	+	+	+	+
D. komarovii V. Vassil.	—	—	—	—	—	+	+
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	—	—	+	+	+	+	—
Trisetum molle Kunth	—	—	—	—	+	+	+
T. spicatum (L.) Richt.	+	+	+	+	+	+	+
Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitagawa	+	—	—	—	—	—	—
Koeleria asiatica Domin	—	—	—	—	—	+	—
Pleuropogon sabinii R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
Poa alpigena (Blytt) Lindm. s. str.	+	—	—	+	—	+	+
P. alpigena subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	—	—	+	—
P. arctica R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
P. glauca Vahl	+	+	+	+	+	+	—
P. malacantha Kom.	+	+	+	+	+	+	+
P. paucispicula Scribn. et Merr.	+	+	+	—	+	+	+
P. pseudoabbreviata Roshev.	+	+	+	—	+	+	+
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	—	—	+	+	+	+	+
Dupontia fisheri R. Br.	—	—	—	+	—	—	—
D. psilosantha Rupr.	+	—	+	+	—	+	+
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	+	+	+	—	+	+	+
Puccinellia hauptiana V. Krecz.	+	—	+	—	—	—	—
P. phryganodes (Trin.) Scrib. et Merr.	+	—	—	—	—	+	—
P. tenella (Lange) Holmb.	+	—	—	—	+	+	—
P. wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel.	—	—	+	+	—	—	—
Festuca altaica Trin.	+	+	+	+	+	+	+
F. auriculata Drob.	—	—	—	—	—	+	—
F. baffinensis Polun.	+	+	—	—	—	—	—
F. brachyphylla Schult. et Schult. f.	+	+	+	+	+	+	+
F. brevissima Jurtz.	+	+	+	—	—	+	+

Виды	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5	ЛФ-6	ЛФ-7
Festuca hyperborea Holmen	—	—	+	+	+	+	+
F. rubra L.	+	+	+	—	+	+	—
F. viviparoidea Krajina ex Pavlick	+	+	—	—	—	—	—
Bromus arcticus Shear	—	—	—	—	+	+	—
B. pumpellianus Scribn.	+	+	+	—	+	+	—
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	+	+	+	—	+	+	+
L. villosissimus (Scribn.) Tzvel.	+	—	—	+	+	—	—
Hordeum jubatum L.	—	—	+	—	—	—	—
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski	—	—	—	—	+	—	—
R. jacutensis (Drob.) Nevski	+	—	—	—	—	—	—
R. macroura (Turcz.) Nevski	—	—	—	—	—	+	—
R. villosa V. Vassil.	+	—	—	—	—	—	—
Eriophorum callitrix Cham. ex C. A. Mey.	+	+	+	—	—	+	+
E. brachyantherum Trautv.	—	—	—	—	—	+	+
E. medium Anderss.	+	+	+	+	—	—	—
E. polystachion L.	+	+	+	+	+	+	+
E. russeolum Fries	—	—	+	+	+	+	+
E. scheuchzerii Hoppe	+	+	+	—	+	+	+
E. triste (Th. Fries) Hadač et Á. Löve	+	+	+	+	—	+	+
E. vaginatum L.	+	+	+	+	+	+	+
Baeothryon caespitosum (L.) A. Dietr.	—	—	+	+	—	+	—
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult.	—	—	—	—	—	+	—
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	+	+	+	+	+	+	+
K. sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.	+	+	—	—	+	+	—
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz. subsp. *subgolarctica* Egor.	—	+	+	+	+	+	—
Scirpus maximowiczii Clarke	+	—	+	—	+	+	—
Carex atrofusca Schkuhr	+	+	+	+	+	+	—
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	+	+	+	+	+	—	+
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	+	+	+	+	+	+	+
C. glacialis Mackenz.	—	—	—	+	+	—	—
C. glareosa Wahlenb.	+	—	—	+	+	+	—
C. holostoma Drej.	—	+	+	+	+	+	+
C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev.	+	—	+	—	—	+	—
C. lugens H. T. Holm	+	+	+	+	+	+	+
C. maritima Gunn.	—	—	—	—	+	—	—
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	+	+	+	—	—	+	+
C. membranacea Hook.	+	+	+	—	+	+	+
C. misandra R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
C. micropoda C. A. Mey.	—	—	—	—	+	—	—
C. nesophila T. H. Holm	+	+	+	+	+	+	+
C. podocarpa R. Br.	+	+	+	+	—	+	+
C. ramenskyi Kom.	—	—	—	—	—	+	+
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	+	+	+	+	+	+	+
C. rotundata Wahlenb.	+	+	+	+	+	+	+
C. rupestris All.	+	+	+	+	+	+	+
C. saxatilis subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	+	+	+	+	+	+	+
C. scirpoidea Michx.	+	+	+	—	+	+	—
C. aquatilis Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult.	+	+	+	+	+	+	+
C. subspathacea Wormsk. ex Hornem.	+	—	—	+	—	—	—
C. tripartita All.	+	+	+	—	+	+	+
C. ursina Dew.	—	—	—	—	—	+	—
C. vaginata Taush subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch.	+	+	+	+	+	+	—
C. williamsii Britt.	—	—	+	+	+	+	+
Juncus albescens (Lange) Fern.	+	—	+	—	+	+	—
J. biglumis L.	+	+	+	+	+	+	+
J. castaneus Smith	+	+	+	+	+	+	+
J. leucochlamus Zing. ex V. Krecz.	+	—	—	—	—	+	—
J. triglumis L.	+	—	+	+	+	+	+
Luzula beringensis Tolm.	+	+	+	+	+	+	+
L. confusa Lindb.	+	+	+	+	+	+	—
L. multiflora (Retz.) Lej. subsp. *kjellmaniana* Tolm.	+	+	+	—	+	+	+

Виды	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5	ЛФ-6	ЛФ-7
Luzula nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	+	—	—	+	+
L. rufescens Fisch.	+	—	+	—	—	—	+
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	+	+	+	+	+	+	+
L. unalaschkensis (Buchen.) Satake	+	+	+	+	—	+	+
L. wahlenbergii Rupr.	+	+	+	+	+	+	+
Tofieldia coccinea Richards.	+	+	+	+	+	+	+
T. pusilla (Michx.) Pers.	—	+	—	+	+	+	+
Veratrum oxysepalum Turz.	+	+	+	—	—	+	+
Allium schoenoprasum L.	+	+	+	—	+	+	—
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	+	+	+	+	+	+	+
Coeloglossum viride (L.) Hartm.	+	—	—	+	+	+	—
Salix alaxensis Covil.	+	+	+	+	+	+	—
S. anadyrensis Flod.	—	—	—	—	—	—	+
S. arctica Pall.	+	+	+	+	+	+	+
S. chamissonis Anderss.	+	+	+	+	+	+	+
S. fuscescens Anderss.	+	+	+	+	+	+	+
S. glauca L.	+	—	+	—	+	+	—
S. hastata L.	+	—	+	—	—	+	+
S. krylovii E. Wolf	+	+	—	—	—	—	—
S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	+	—	—	+	—	+	—
S. nummularia Anderss.	+	—	+	—	+	+	+
S. ovalifolia Trautv.	+	—	—	—	+	—	—
S. phlebophylla Anderss.	+	+	+	+	+	+	+
S. polaris Wahlenb.	+	+	+	+	+	+	+
S. pulchra Cham.	+	+	+	+	+	+	+
S. reptans Rupr.	+	—	+	—	+	+	—
S. reticulata L.	+	+	+	+	+	+	+
S. rotundifolia Trautv.	+	+	—	+	+	—	—
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	+	+	+	—	—	+	+
S. sphenophylla A. Skvorts.	+	+	+	+	+	+	+
S. tschuktschorum A. Skvorts.	+	+	—	—	—	—	—
Betula exilis Sukacz.	+	+	+	+	+	+	+
Alnus fruticosa Rupr.	+	+	—	—	—	+	—
Oxyria digyna (L.) Hill.	+	+	+	+	+	+	+
Rumex acetosa L. s. l.	+	—	—	—	+	—	—
R. arcticus Trautv.	+	+	+	+	+	+	+
R. beringensis Jurtz. et Petrovsky	—	—	+	+	+	+	+
R. graminifolius Lamb.	+	—	—	—	—	—	—
Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	+	+	+	+	+	+	+
P. viviparum L.	+	+	+	+	+	+	+
P. tripterocarpum A. Gray	+	+	+	+	+	+	+
Koenigia islandica L.	+	+	+	+	+	+	+
Montia lamprosperma Cham.	+	—	—	+	—	—	—
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	+	+	+	+	+	+	+
C. arctica Adams	+	+	+	+	—	—	+
C. eschscholtzii Cham.	—	—	—	+	—	—	—
C. tuberosa Pall. ex Schult.	—	—	—	—	+	+	—
Stellaria ciliatosepala Trautv.	+	+	+	+	+	+	+
S. crassifolia Ehrh.	+	—	—	—	—	+	—
S. edwardsii R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
S. fischeriana Sér.	+	—	+	+	—	+	+
S. laeta Richards.	+	—	—	—	—	+	—
S. monantha Hult.	+	—	—	—	—	+	—
S. peduncularis Bunge	+	+	—	—	—	—	—
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir.	+	+	+	—	—	+	—
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+	+	—
C. jenisejense Hult.	+	+	+	—	—	+	+
C. regelii Ostenf.	+	+	+	—	—	+	+
Sagina intermedia Fenzl	+	+	+	—	+	+	+
Minuartia elegans (Cham. et Schlecht) Schischk.	+	+	+	+	+	+	+

Виды	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5	ЛФ-6	ЛФ-7
Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell.	+	+	+	+	+	+	+
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	+	+	+	+	+	+	+
M. obtusiloba (Rydb.) Hause	+	+	+	+	+	+	+
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	+	+	+	+	+	+	+
M. stricta (Sw.) Hiern	—	—	+	+	—	—	—
M. verna (L.) Hiern	+	—	—	—	—	+	+
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	—	—	—	—	—	+	+
Arenaria capillaris Poir.	+	+	+	—	+	+	—
Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeill	+	+	+	—	+	+	+
Honckenya peploides (L.) Ehrh.	+	—	—	+	+	—	—
Silene acaulis (L.) Jacq.	+	+	—	+	+	+	—
S. stenophylla Ledeb.	+	+	+	+	+	+	+
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhanczikov	+	+	+	—	—	+	+
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov	+	+	+	+	+	+	+
G. macrosperma (A. Pors.) Tolm. et Kozhanczikov	+	+	—	+	+	+	+
Caltha arctica R. Br.	+	+	—	+	+	+	+
C. caespitosa Schipcz.	—	—	—	—	—	+	—
Aconitum delphinifolium DC. subsp. *paradoxum* (Reichenb.) Hult.	—	—	+	+	+	+	+
A. productum Reichenb.	+	+	+	—	—	—	—
Anemone parviflora Michx.	+	+	+	+	+	+	—
A. richardsonii Hook.	+	+	+	+	+	+	+
A. sibirica L.	+	+	+	+	+	+	+
Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp.	—	—	—	—	+	+	+
D. maydellianum Trautv.	+	+	—	—	—	—	—
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge	+	—	+	—	+	+	—
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.	+	+	+	+	+	+	+
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch s. l.	+	—	—	—	—	+	—
Ranunculus affinis R. Br.	+	—	—	—	+	+	—
R. gmelinii DC.	+	—	+	—	—	+	—
R. grayi Britt.	+	+	—	—	—	—	—
R. hyperboreus Rottb.	+	+	+	+	—	+	—
R. lapponicus L.	—	—	—	+	—	+	—
R. nivalis L.	+	+	+	+	+	+	+
R. pallasii Schlecht.	—	—	+	+	+	+	+
R. pygmaeus Wahlenb.	+	+	+	+	+	+	—
R. reptans L.	—	—	+	+	+	+	—
R. sulphureus C. J. Phipps	+	+	+	—	+	+	+
R. tricrenatus (Rupr.) Jurtz. et Petrovsky	—	—	—	+	—	+	—
Thalictrum alpinum L.	+	+	+	+	+	+	—
Papaver detritophilum Petrovsky	+	+	—	—	—	+	+
P. lapponicum (Tolm.) Nordh.	+	—	—	+	—	+	+
P. macounii Greene	+	+	+	+	+	+	+
P. microcarpum DC. s. l.	—	—	—	—	—	+	—
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	—	—	+	—	—	—	—
Corydalis arctica M. Pop.	+	+	+	+	+	+	+
Eutrema edwardsii R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	+	—	+	—	—	—	—
Ermania parryoides Cham.	+	+	+	+	+	+	+
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	—	+	+	+	+	+	—
Braya purpurascens (R. Br.) Bunge s. l.	—	+	—	—	—	—	—
Barbarea orthoceras Ledeb.	+	—	—	—	—	—	—
Cardamine bellidifolia L.	+	+	+	+	+	+	+
C. digitata Richards.	+	+	+	+	+	+	+
C. hyperborea O. E. Schulz	+	+	+	+	+	+	+
C. pratensis L.	+	+	+	—	+	+	+
C. sphenophylla Jurtz.	+	—	—	—	—	—	—
C. victoris N. Busch	+	—	—	+	+	—	—
Arabis kamtschatica Fisch.	—	—	—	—	+	+	—
A. petraea subsp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm.	+	—	+	—	—	+	+
Parrya nudicaulis (L.) Regel	+	+	+	+	—	+	+

Виды	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5	ЛФ-6	ЛФ-7
Draba barbata Pohle	—	+	+	+	+	+	+
D. eschscholtzii Pohle ex N. Busch	+	+	—	—	—	+	—
D. fladnizensis Wulf.	+	+	—	+	—	+	—
D. hirta L.	+	+	+	—	+	+	—
D. juvenilis Kom.	+	+	+	+	+	—	—
D. lactea Adams	+	+	—	+	+	+	—
D. lonchocarpa Rydb.	+	+	+	—	—	—	—
D. nemorosa L.	+	—	—	—	—	—	—
D. nivalis Liljebl.	+	+	+	+	+	+	+
D. pauciflora R. Br.	—	+	—	—	—	+	+
D. pilosa DC.	+	+	+	+	+	+	+
D. pseudopilosa Pohle	+	+	+	+	+	+	—
D. stenopetala Trautv.	+	—	+	+	+	+	+
D. subcapitata Simm.	—	+	—	—	—	—	—
Cochlearia arctica Schleht. ex DC.	+	—	+	+	+	—	—
C. groenlandica L.	+	—	+	+	+	+	—
Smelowskia jurtzevii Veliczkin	—	—	—	—	+	+	—
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv.	+	+	+	+	+	+	+
R. rosea L.	+	+	+	+	+	—	+
Saxifraga arctolitoralis Jurtz. et Petrovsky	+	—	—	—	—	—	—
S. bracteata D. Don	—	—	—	+	—	—	—
S. caespitosa L.	+	+	—	—	—	—	—
S. calycina Sternb.	+	+	—	+	+	—	—
S. cernua L.	+	+	+	+	+	+	+
S. davurica Willd.	+	+	+	+	+	+	+
S. eschscholtzii Sternb.	+	+	+	+	+	+	+
S. foliolosa R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
S. funstonii (Small) Fedde	+	+	+	+	+	+	+
S. hieracifolia Waldst. et Kit. subsp. *hieracifolia*	+	—	+	—	—	—	—
S. hieracifolia subsp. *longifolia* (Engl. et Irmsch.) Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	+	+	+	—
S. hirculus L.	+	+	+	+	+	+	+
S. hyperborea R. Br.	+	+	+	+	+	+	+
S. monticola (Small) Fedde	—	—	+	—	—	—	—
S. nelsoniana D. Don	+	+	+	+	+	+	+
S. nivalis L.	+	+	+	—	+	+	+
S. nudicaulis D. Don	—	—	—	+	+	—	—
S. oppositifolia L. subsp. *smalliana* (Engl. et Irmsch.) Hult.	+	+	+	+	+	+	—
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	+	+	+	+
S. punctata L.	+	—	—	—	—	—	—
S. radiata Small	+	—	—	—	—	—	—
S. redofskyi Adams	+	—	—	—	—	—	—
S. serpyllifolia Pursh	+	+	+	+	+	+	+
S. setigera Pursh	+	+	+	+	+	+	—
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	+	+	+	+	+	—	—
Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fries	+	+	+	+	+	+	—
C. wrightii Franch. et Savat.	+	+	—	—	—	—	—
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+	+	+
Ribes triste Pall.	+	—	—	—	—	+	—
Spiraea beauverdiana (Schneid.) Rydb.	+	+	+	+	+	+	+
Rubus arcticus L.	+	—	+	+	+	+	+
R. chamaemorus L.	+	+	+	+	+	+	+
Sibbaldia procumbens L.	—	—	—	—	—	+	+
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	+	+	+	—	—	—	—
Comarum palustre L.	—	—	+	+	+	+	+
Potentilla biflora Willd.	+	+	+	+	+	+	—
P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz.	+	+	+	+	+	—	—
P. egedii Wormsk.	+	—	—	—	—	—	—
P. elegans Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+	+	+
P. fragiformis Willd. ex Schlecht.	+	—	—	+	—	—	—
P. hyparctica Malté s. str.	+	+	+	+	+	+	+

Виды	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5	ЛФ-6	ЛФ-7
Potentilla hyparctica subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	—	—	+	—
P. gorodkovii Jurtz.	+	+	—	—	—	—	—
P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz.	+	+	+	—	—	—	—
P. stipularis L.	—	+	—	—	—	—	—
P. subvahliana Jurtz.	+	+	+	+	+	—	—
P. uniflora Ledeb.	+	+	+	+	—	—	—
P. villosula Jurtz.	+	+	+	+	+	+	+
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene	+	+	+	—	—	—	—
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	+	+	+	+	+	+	+
Dryas ajanensis Juz. subsp. *beringensis* Jurtz.	—	—	—	+	+	+	—
D. chamissonis Spreng. ex Juz.	+	+	+	—	—	+	+
D. incisa Juz.	+	+	+	+	+	+	+
D. integrifolia Vahl	+	+	+	+	+	+	+
D. grandis Juz.	+	—	—	—	—	—	—
D. punctata Juz. s. str.	+	+	+	+	+	+	+
Sanguisorba officinalis L.	—	—	+	—	+	+	—
Astragalus alpinus L. s. l.	+	+	+	+	+	+	+
A. frigidus (L.) A. Gray subsp. *parviflora* (Turcz.) Hult.	+	—	+	—	—	+	+
A. sealei Lepage	+	—	—	—	+	—	—
A. tolmaczevii Jurtz.	—	—	—	+	+	—	—
A. tugarinovii N. Basil.	—	+	+	+	+	+	—
A. umbellatus Bunge	+	+	+	+	+	+	—
Oxytropis borealis DC.	—	—	—	+	+	—	—
O. czukotica Jurtz.	+	+	+	+	+	+	+
O. maydelliana Trautv.	+	+	+	+	+	+	—
O. mertensiana Turcz.	+	+	+	+	—	+	+
O. middendorffii Trautv. subsp. *anadyrensis* (Vass.) Jurtz.	+	+	—	—	—	+	—
O. vassilczenkoi Jurtz. s. str.	+	+	+	—	—	—	—
O. vassilczenkoi subsp. *substepposa* Jurtz.	+	+	—	—	—	—	—
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz.	+	+	+	+	+	+	+
Lathyrus japonicus Willd. subsp. *pubescens* Korobk.	—	—	—	+	—	—	—
Callitriche palustris L.	—	—	—	—	—	+	+
Empetrum sibiricum V. Vassil.	+	—	—	—	—	—	—
E. subholarcticum V. Vassil.	—	+	+	+	+	+	+
Viola epipsiloides A. et D. Löve	+	+	+	+	—	+	+
Chamerion angustifolium (L.) Holub	+	—	+	—	+	+	—
C. latifolium (L.) Holub	+	+	+	+	+	+	+
Epilobium alpinum L.	—	+	—	—	—	—	—
E. dahuricum Fisch. ex Hornem. s. l.	—	+	+	+	—	+	—
E. palustre L.	—	—	—	—	+	+	—
Hippuris tetraphylla L.	+	—	—	+	—	—	—
H. vulgaris L. f.	—	—	+	+	+	+	+
Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen.	+	—	—	+	+	—	—
Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm.	—	—	+	+	—	+	—
Pachypleurum alpinum Ledeb.	+	+	—	—	—	—	—
Tilingia ajanensis Regel et Tiling	+	—	—	+	—	—	—
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn.	—	—	—	+	+	—	—
Pyrola rotundifolia L. s. l.	+	+	+	+	+	+	+
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	+	+	+	+	+	+	—
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	+	+	+	+	+	+	+
Rhododendron camtschaticum Pall.	+	+	+	+	+	+	+
R. parvifolium Adams	+	+	+	+	+	+	—
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	+	+	+	+	+	+	+
Phyllodoce coerulea (L.) Babigt.	+	—	—	—	—	—	+
Cassiope tetragona (L.) D. Don	+	+	+	+	+	+	+
Andromeda polifolia L.	+	+	+	+	+	+	+
Arctous alpina (L.) Nieden.	+	+	+	+	+	+	+

Виды	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5	ЛФ-6	ЛФ-7
Arctous erythrocarpa Small	—	—	—	+	+	+	—
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange	+	+	+	+	+	+	+
V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+	+	+	+	+	+
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	—	—	—	—	—	+	—
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	+	+	+	+	+	+	+
Primula borealis Duby	+	—	—	+	+	—	—
P. beringensis (Pors.) Jurtz.	—	—	—	—	—	+	—
P. nutans Georgi	—	—	—	+	—	—	—
P. tschuktschorum Kjellm.	+	+	+	+	+	+	+
Androsace chamaejasme Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobkov	+	+	+	+	+	+	—
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	+	+	+	+	+
A. septentrionalis L.	—	—	—	—	—	+	—
Dodecaton frigidum (L.) Reichenb.	+	+	+	+	+	+	+
Armeria maritima (Mill.) Willd. s. l.	+	+	+	+	+	+	—
Gentiana algida Pall.	+	+	+	+	+	+	—
G. auriculata Pall.	+	—	—	—	—	—	—
G. glauca Pall.	+	+	+	+	+	+	+
G. propinqua Richard.	+	+	—	—	—	—	—
G. prostrata Haenke	+	+	+	+	+	—	—
G. tenella Rottb.	+	+	—	+	+	+	—
Phlox alaskensis Jordal	—	—	—	—	—	+	—
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	+	+	+	+	+
P. boreale Adams	+	—	—	—	—	—	—
Eritrichium aretioides (Cham.) DC.	+	+	+	+	+	+	—
E. tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	+	+	+	—
E. villosum (Ledeb.) Bunge	+	+	—	+	+	+	+
Myosotis asiatica (Veterg.) Schischk. et Serg.	+	+	—	—	—	+	—
Mertensia maritima (L.) S. F. Gray	+	—	—	+	+	—	—
Lagotis minor (Willd.) Standl.	+	+	+	+	+	+	+
Castilleja elegans Malte	—	—	+	—	—	+	—
Pedicularis amoena Adams ex Stev.	—	+	+	—	—	—	—
P. capitata Adams	+	+	+	+	+	+	+
P. labradorica Wirsing	—	—	—	+	+	+	—
P. lanata Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+	+	+
P. langsdorffii Fisch. ex Stev.	+	+	+	+	+	+	+
P. lapponica L.	+	+	+	—	+	+	+
P. oederi Vahl	+	+	+	+	+	+	+
P. pennellii Hult.	+	—	+	+	+	+	—
P. sudetica Willd. subsp. *albolabiata* Hult.	+	+	+	+	+	+	+
P. sudetica subsp. *interioroides* Hult.	+	+	+	—	+	+	+
P. verticillata L.	+	—	+	+	+	+	—
P. villosa Ledeb.	+	—	+	—	—	—	—
Pinguicula spathulata Ledeb.	—	—	—	—	+	+	—
P. villosa L.	—	—	—	—	—	+	—
Utricularia intermedia Hayne	—	—	—	—	—	+	—
Galium boreale L.	+	+	+	—	—	—	+
Linnaea borealis L.	+	+	+	+	+	+	+
Valeriana capitata Pall.	+	+	+	+	+	+	+
Campanula lasiocarpa Cham.	+	—	—	—	—	—	+
C. tschuktschorum Jurtz. et Fed.	—	—	+	—	+	+	—
C. uniflora L.	+	+	+	+	+	+	+
Solidago compacta Turcz.	—	—	+	+	+	+	+
Aster sibiricus L. s. l.	+	+	+	—	—	+	—
Erigeron humilis J. Grah.	+	+	+	+	+	+	—
E. komarovii Botsch.	—	+	+	—	—	—	—
Antennaria angustata Creene	+	+	—	—	—	—	—
A. atriceps Fern.	—	+	—	—	—	—	—
A. dioiciformis Kom.	+	+	+	—	—	+	+
A. friesiana (Trautv.) Ekman	+	+	+	+	+	+	+
A. friesiana subsp. *beringensis* Petrovsky	—	—	+	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5	ЛФ-6	ЛФ-7
Antennaria villifera Boriss.	+	+	+	+	—	—	—
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	+	—	—	—	—	—	—
Dendranthema hultenii (A. et D. Löve) Tzvel.	+	—	—	+	—	—	—
Artemisia arctica Less. s. str.	—	—	—	+	—	—	—
A. arctica subsp. *ehrendorferi* Korobk.	+	+	+	+	+	+	+
A. borealis Pall.	+	+	+	+	+	+	+
A. furcata Bieb.	+	+	+	+	+	+	+
A. globularia Bess.	—	+	+	+	+	—	—
A. glomerata Ledeb.	+	+	+	+	+	+	+
A. tilesii Ledeb.	+	+	+	+	+	+	+
Petasites frigidus (L.) Fries	+	+	+	+	+	+	+
P. glacialis (Ledeb.) Polunin	+	+	+	+	+	+	+
Arnica frigida C. A. Mey.	+	+	+	+	+	+	+
A. iljinii (Maguire) Iljin	—	+	+	—	—	—	—
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	+	+	+	+	+	+	—
S. congestus (R. Br.) DC.	+	+	+	+	—	+	—
S. frigidus (Richards.) Less.	+	+	+	+	+	+	+
S. integrifolius (L.) Clairv.	—	—	—	+	+	+	+
S. *kjellmanii* A. Pors.	+	+	+	+	+	+	+
S. pseudoarnica Less.	+	—	—	+	+	—	—
S. resedifolius Less.	+	+	+	+	+	+	—
S. tundricola Tolm. subsp. *lindstroemii* (Ostenf.) Korobkov	+	+	+	+	+	—	—
Saussurea angustifolia (Willd.) DC.	—	—	+	+	+	+	+
S. tilesii Ledeb.	+	+	+	+	+	+	+
Taraxacum alascanum Rydb.	+	+	+	+	+	+	+
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.	—	+	—	—	—	—	—
T. jurtzevii Tzvel.	+	—	—	—	—	—	—
T. korjakorum Charkev. et Tzvel.	+	+	+	+	+	+	+
T. lateritium Dahlst.	+	+	+	+	+	+	+
T. lenense Tzvel.	—	—	—	—	+	—	—
T. macilentum Dahlst.	+	+	+	—	+	+	+
T. sibiricum Dahlst.	+	+	+	+	+	+	+
T. soczavae Tzvel.	+	+	—	—	—	—	—
T. tamarae Charkev. et Tzvel.	—	—	—	—	+	+	—
T. zhukovae Tzvel.	+	+	+	+	—	+	+
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	+	+	—	+	+	—	+
C. nana Richards.	+	+	+	+	+	—	+

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: ЛФ-1 — «Пос. Эгвекинот», ЛФ-2 — «Перевал Искатень», ЛФ-3 — «Р. Ватамкайваам», ЛФ-4 — «Пос. Нунлигран», ЛФ-5 — «Оз. Аччён», ЛФ-6 — «Оз. Иони», ЛФ-7 — «Р. Ионивеем».

sphenophylla, C. victoris, Potentilla villosula, Dryas integrifolia, Dodecateon frigidum, Gentiana propinqua, Artemisia globularia.[2]

В бассейне р. Ватамкайваам обозначились восточные пределы распространения *Aconitum productum, Papaver paucistaminum, Oxytropis vassilczenkoi* s. str., *Pedicularis amoena, P. villosa* и одновременно западные пределы распространения *Puccinellia wrightii, Rumex beringensis, Aconitum delphinifolium* subsp. *paradoxum, Campanula tschuktschorum, Antennaria friesiana* subsp. *beringensis, Solidago compacta, Saussurea angustifolia.*

В районе пос. Нунлигран—оз. Аччён установлены западные границы ареалов *Delphinium chamissonis, Saxifraga bracteata, S. nudicaulis* s. str., *Dryas ajanensis*

---

[2] Говоря о границах ареалов и пределах распространения, авторы придерживаются той точки зрения, что в случаях прерывистого распространения видов и расчлененных ареалов (как это имеет место на северо-востоке Азии) трактовка пограничной полосы (или пояса) как линии, соединяющей крайние точки местонахождений, не всегда дает отчетливое представление о характере реального ареала. В связи с этим мы предпочитаем использовать выражение «границы ареалов» в широком смысле, имея в виду достаточно протяженную полосу, составленную цепью локальных флор, имеющих в своем составе вид, ареал которого обсуждается.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение географических элементов в 7 ЛФ Чукотского п-ова

Географические группы	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5	ЛФ-6	ЛФ-7
Долготные							
Циркумполярная	115/33.3	98/34.0	102/34.0	95/37.0	98/35.0	122/36.7	81/35.5
Чукотско-западноамериканская	43/12.5	39/13.6	42/14.0	41/16.0	39/13.9	41/12.3	36/15.8
Восточносибирско-западноамериканская	39/11.3	37/12.9	35/11.7	25/9.7	35/12.5	38/11.4	28/12.3
Сибирско-американская	15/4.9	20/6.9	20/6.7	16/6.2	20/7.1	21/6.3	15/6.6
Евразийско-западноамериканская	21/6.1	19/6.6	20/6.7	17/6.6	18/6.4	23/6.9	16/7.0
Сибирско-западноамериканская	20/5.8	14/4.9	17/5.7	12/4.7	13/4.6	19/5.7	11/4.8
Восточносибирская	19/5.5	13/4.5	15/5.0	9/3.5	10/3.6	10/3.0	10/4.4
Чукотско-охотская	21/6.1	13/4.5	13/4.3	11/4.3	10/3.6	17/5.1	8/3.5
Чукотско-американская	16/4.6	10/3.5	11/3.7	10/3.9	14/5.0	13/3.0	6/2.6
Восточносибирско-американская	13/3.8	9/3.1	11/3.7	10/3.9	11/3.9	12/3.6	7/3.1
Евразийская	13/3.8	7/2.4	7/2.3	5/1.9	7/2.5	9/2.7	7/3.1
Сибирская	5/1.45	6/2.1	4/1.3	3/1.2	2/0.7	5/1.5	3/1.3
Чукотско-американо-европейская	5/1.45	3/1.0	3/1.0	3/1.2	3/1.1	3/0.9	0/0
Широтные							
Метаарктическая	91/26.4	94/32.6	85/28.3	68/26.5	86/30.7	93/27.9	67/29.4
Арктоальпийская	78/22.5	72/25.0	71/23.7	61/23.7	63/22.5	72/21.6	52/22.8
Арктическая	46/13.3	31/10.8	38/12.7	37/14.4	31/11.1	41/12.3	23/10.1
Гипоарктическая	33/9.6	24/8.3	27/9.0	25/9.7	27/9.6	29/8.7	23/10.1
Гипоарктомонтанная	48/13.9	40/13.9	41/13.7	32/12.5	36/12.9	43/12.9	33/14.4
Арктобореальная	41/11.9	25/8.7	33/11.0	31/12.1	35/12.5	46/13.8	25/11.0
Бореальная	8/2.3	2/0.7	5/1.6	3/1.2	2/0.7	9/2.7	5/2.2
Итого в каждой ЛФ	345/100.0	288/100.0	300/100.0	265/100.0	280/100.0	333/100.0	228/100.0

Примечание. В числителе дроби — число видов, в знаменателе — % от общего числа видов каждой флоры.

subsp. *beringensis*, *Oxytropis borealis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Artemisia arctica* subsp. *arctica*.

С типологической точки зрения в пределах рассматриваемой нами территории отмечается 2 типа локальных флор.

ТАБЛИЦА 3

Число видов в крупнейших семействах и родах, представленных в 7 ЛФ Чукотского п-ова

Семейства, роды	ЛФ-1	ЛФ-2	ЛФ-3	ЛФ-4	ЛФ-5	ЛФ-6	ЛФ-7	Всего в 7 ЛФ района
Семейства								
Poaceae	31	28	34	23	29	41	28	50
Asteraceae	31	35	32	30	30	28	24	44
Cyperaceae	29	27	30	26	29	35	25	41
Brassicaceae	25	21	20	18	20	22	13	32
Caryophyllaceae	25	20	18	15	17	25	18	28
Rosaceae	22	19	21	17	16	17	13	27
Saxifragaceae	23	19	18	18	18	15	11	26
Ranunculaceae	17	13	16	14	15	21	9	24
Salicaceae	19	13	14	11	14	15	12	20
Scrophulariaceae	11	9	13	9	11	12	8	15
Fabaceae	11	10	9	10	9	9	5	15
Juncaceae	13	9	12	8	8	12	10	13
Итого в первых 10 семействах:								
число видов	251	223	237	201	216	252	176	335
% от всей флоры	74.5	77.4	78.0	75.8	77.1	75.7	77.2	741
Роды								
Carex	20	18	20	18	21	22	17	27
Salix	19	13	14	11	14	15	12	20
Saxifraga	21	17	17	17	17	14	11	24
Draba	11	12	8	8	8	10	5	14
Potentilla	11	10	9	8	6	5	3	12
Pedicularis	10	8	11	8	10	10	7	13
Taraxacum	7	8	6	5	7	7	6	10
Senecio	7	6	6	8	7	6	3	8
Artemisia	5	6	6	7	6	5	5	7
Ranunculus	7	5	7	7	7	6	3	11
Итого в 10 родах	118	103	104	97	103	100	72	146

1. Флоры, включающие в себя значительное количество «западных» видов (главным образом восточносибирских, сибирских и евразийских), основные части ареалов которых расположены западнее 180-го меридиана, и одновременно содержащие заметное число «восточных» видов, имеющих свой западный предел вблизи линии залив Креста—устье р. Амгуэмы или у 180-го меридиана. Эти ЛФ включены нами в состав «переходных», их территории однозначно входят в пространство переходного Приамгуэмского округа (ср.: Юрцев, 1974). На этом пространстве наблюдается интенсивное уменьшение числа западных видов.

2. Флоры, сильно обедненные континентальными «западными» таксонами, но включающие в себя новую серию «восточных» видов (чукотско-западноамериканских и чукотско-американских), не встречающихся западнее бассейна р. Эргувеем, но вполне обычных в районе, примыкающем к Берингову проливу. Эти ЛФ типологически бесспорно относятся к восточночукотской группе флор, их территории, несомненно, составляют часть Берингийско-Чукотской подпровинции. Очевидно, западная граница территории, занятой локальными флорами 2-го типа, и составляет западную границу Колючинского округа названной подпровинции.

Уточнить границы между Приамгуэмским и Колючинским флористическими округами можно, лишь установив пределы распространения некоторых из упоминавшихся выше видов, тем более что многие из них являются по

существу дифференциальными и кодифференциальными для двух соседних округов (ср.: Юрцев и др., 1978).

Используя уже применявшийся принцип ограничения округов по дифференциальным видам (Юрцев, 1974), мы приходим к заключению, что естественная граница между Приамгуэмским и Колючинским округами проходит западнее линии пос. Нунлигран—устье р. Ватамкайваам—западное побережье Колючинской губы. Именно вблизи этой линии в неширокой полосе пролегают западные границы ареалов 14 таксонов и восточные границы еще 5 таксонов (все эти таксоны перечислены выше). Следует отметить, что обозначаемая нами линия границы между округами не совпадает с предполагавшейся ранее (Юрцев, 1974 : 64, рис. 19), а располагается гораздо восточнее. Таким образом, заметно увеличивается территория Приамгуэмского округа и соответственно сокращается площадь Колючинского округа. Вопрос об уточнении восточной границы Колючинского округа, безусловно, также требует доработки. Можно надеяться на то, что интенсивные и многолетние флористические исследования на востоке Чукотского п-ова будут завершены и богатый фактический материал будет использован для целей флористического районирования этой уникальной территории. Уже имеющиеся материалы свидетельствуют о том, что в пределах Колючинского округа локальные флоры более близки к ЛФ Приамгуэмского округа, нежели к ЛФ Крайневосточного округа. Судя по составу флоры и количеству дифференциальных видов Колючинского и Крайневосточного округов, граница между этими округами представляется более отчетливым флористическим рубежом, чем западная граница Колючинского округа, считающаяся одновременно западной границей Берингийско-Чукотской подпровинции. В связи с этим целесообразно фиксировать границу подпровинции на более четком флористическом рубеже. Нам кажется, что западная граница Приамгуэмского округа вполне соответствует такому предназначению. Включение Приамгуэмского округа в состав Берингийско-Чукотской подпровинции ничуть не исказило бы реальную ситуацию, а даже упростило бы процесс непосредственного разграничения территорий, поскольку западная граница Приамгуэмского округа — более четкий рубеж, чем его восточная граница. Локальные флоры и региональная флора Приамгуэмского округа в целом действительно совмещают много признаков флор соседних подпровинций, но это нередко присуще и многим другим флорам пограничных территорий, однако в большинстве случаев это не становится основанием для отграничения экстерриториальных флористических выделов. Думается, что и в данном случае отнесение Приамгуэмского округа к Берингийско-Чукотской подпровинции — альтернатива, упрощающая разграничение реальных территорий при флористическом районировании.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 1—10. М.—Л., 1968—1988.

Дервиз-Соколова Т. Г. Флора крайнего востока Чукотского полуострова (поселок Уэлен — мыс Дежнева) // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.—Л., 1966. С. 80—107.

Кожевников Ю. П. Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1972 гг. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 965—980.

Кожевников Ю. П. Флористическое районирование основания Чукотского полуострова // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 1. С. 20—35.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре восточной части Чукотского нагорья // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1509—1521.

Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре бассейна р. Ватамкайваам (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 46—59.

Секретарева Н. А. Сравнительная характеристика флор окрестностей бухты Пенкигней и близлежащих территорий (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 36—53.

Тихомиров Б. А., Гаврилюк В. А. К флоре Беринговского побережья Чукотского полуострова // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.—Л., 1966. С. 58—79.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрцев Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б. А. Некоторые вопросы ботанической географии северо-восточной Азии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 832—847.

Юрцев Б. А., Галанин А. В., Дервиз-Соколова Т. Г. и др. Флористические находки в Чукотской тундре. 1—2 // Нов. сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 283—324; 1975. Т. 12. С. 301—335.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 VI 1994

SUMMARY

The data on the species composition of 7 local floras of Chuckchi peninsula are published. The boundaries of the areas of the individual species and floristic borders in the peninsula are discussed.

A new version of the delimitition of Priamguemsky and Kolutchinsky floristic districts of Chuckotka province of Arctic region is proposed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561.635.5
© 1994

И. А. Грудзинская

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *LOZANELLA* (*URTICACEAE*)

I. A. GRUDZINSKAYA. ON THE STATUS OF THE GENUS *LOZANELLA* (*URTICACEAE*)

Род *Lozanella* включен в сем. *Celtidaceae* (*Ulmaceae—Celtidoideae*), однако характерные для *Lozanella* таксономические признаки (супротивные листья, сросшиеся внутрипазушные прилистники, остающийся и разрастающийся при плодах околоцветник, ортотропная суббазальная семяпочка, почти прямой зародыш) не свойственны представителям *Celtidaceae*, но характерны для многих таксонов *Urticaceae*, в том числе и для трибы *Boehmerieae*. Другие таксономические признаки *Lozanella*, традиционно используемые в качестве диагностических (признаки листа, строение цветка, плода, соцветия, пыльцевых зерен, хромосомные числа, хемотаксономическая характеристика, жизненная форма), не выходят за границы особенностей сем. *Urticaceae*. Все это дает основание предполагать, что род *Lozanella* генетически близок к сем. *Urticaceae*, особенно к трибе *Boehmerieae*, в пределах которой и должен находиться. Перевод рода *Lozanella* в сем. *Urticaceae* освободит сем. *Celtidaceae* от не родственного ему таксона.

Urticales — один из наиболее дискуссионных порядков как по неопределенности его положения в общей системе цветковых растений, так и по числу и объему составляющих его семейств. Гетерогенным оказалось и сравнительно небольшое сем. *Ulmaceae* Mirb. Более 150 лет дискутируется целесообразность включения в него подсем. *Celtidoideae* A. Br., и сейчас уже есть убедительные доводы в пользу признания его самостоятельным сем. *Celtidaceae* Link. Однако и сем. *Celtidaceae*, состоящее всего из 9 родов, тоже гетерогенно. В настоящей статье оспаривается принадлежность к нему рода *Lozanella* Greenm. Еще более неопределенно положение рода *Ampelozera* Klotzsch., по-видимому, не относящегося к этому кругу родства (Planchon, 1873).

Lozanella — неотропический олиготипный род, содержащий 2 вида, представленных небольшими деревьями или кустарниками, распространенными в Центральной и Южной Америке (в Мексике, Гватемале, Коста-Рике, Панаме, Колумбии, Перу, Боливии) на высотах 1100—3500 м над ур. м. (Baehni, 1937; Standley, Steyermark, 1946; Nevling, 1960; Burger, 1977; Nee, 1984; Franco Rosseili, 1992).

Род *Lozanella* был выделен из рода *Trema* Lour. (*Trema enantiophylla* Donn. Smith) и рассматривался в пределах сем. *Ulmaceae* (*Celtidoideae*) или в сем. *Celtidaceae* (Грудзинская, 1967). Однако у меня были некоторые сомнения относительно принадлежности *Lozanella* к группе *Ulmaceae—Celtidaceae*. Наши попытки найти ему место среди сем. *Moraceae* не увенчались успехом. К сожалению, тогда мы были еще не готовы рассматривать род *Lozanella*, состоящий только из древесных растений, в пределах сем. *Urticaceae*.

В 1993 г. д-р C. Berg обратил мое внимание на краткую заметку P. Franco Rosseili (1992), в которой сообщалось, что у *Lozanella enantiophylla* (Donn. Smith) Killip et Morton нити тычинок в почках согнуты, как у представителей сем. *Urticaceae*, и так же резко выпрямляются во время цветения, что сопровождается внезапным выбрасыванием пыльцы. Кроме того, отмечалось

внешнее сходство *L. enantiophylla* с *Boehmeria caudata* Sw. Большинство же предшествующих авторов указывали на сходство общего габитуса *Lozanella enantiophylla* с видами рода *Trema*, что отразилось и в синонимике этого вида (*Lozanella trematoides* Greenm., *Trema enantiophylla* Donn. Smith).

Все это заставило меня еще раз просмотреть таксономические признаки *Lozanella*. В результате не осталось сомнений в принадлежности *Lozanella* к сем. *Urticaceae*, где этот род и должен занять свое место среди представителей трибы *Boehmerieae* Gaudich. Основания для этого следующие.

1. Супротивное расположение листьев. Характерное для *Lozanella* супротивное расположение листьев свойственно многим представителям сем. *Urticaceae*, в том числе и ряду крупных родов из разных триб, и многим видам из разных родов трибы *Boehmerieae*.

Что же касается сем. *Celtidaceae*, то ни у одного из его видов листья не расположены супротивно. Все ильмовые и каркасовые — древесные симподиально ветвящиеся растения с очередным расположением листьев. Супротивное листорасположение сохраняется у них лишь в 1—2-летнем возрасте на главном побеге, который формируется за счет деятельности терминальной меристемы. Но терминальная меристема главного побега функционирует недолго и после образования 1—4 (редко 6—10) пар накрест супротивных листьев отмирает или дифференцируется, и растение переходит к симподиальному ветвлению. Все его последующие побеги формируются только пазушной меристемой, т. е. возникают только из боковых (пазушных) почек.

У рассматриваемой группы растений, как и у большинства других симподиально ветвящихся древесных пород, различие в положении меристемы (верхушечной или боковой) существенно сказывается на строении формируемых ею побегов. Верхушечная меристема (как уже говорилось, она функционирует лишь в первые годы жизни растения) образует радиально симметричный побег с накрест супротивным расположением листьев. Побеги, сформированные боковой (пазушной) меристемой, теряют радиальную симметричность и имеют очередное листорасположение. Таким образом, в семействах *Ulmaceae* s. str. и *Celtidaceae* все побеги взрослых растений имеют очередное расположение листьев, а не супротивное, как это свойственно роду *Lozanella*.

2. Внутрипазушные прилистники. Прилистники у *Lozanella* сросшиеся и образуют подобие язычка в пазухе листа, т. е. являются внутрипазушными. Такой тип прилистников часто встречается в сем. *Urticaceae* и характерен для многих видов из трибы *Boehmerieae*, но не свойствен сем. *Celtidaceae*, все представители которого имеют несросшиеся, внепазушные прилистники, располагающиеся по обеим сторонам черешка.

3. Разрастающийся при плодах околоцветник. Околоцветник у видов *Lozanella* после цветения остается при плоде и прикрывает значительную его часть, при этом доли околоцветника несколько утолщаются и становятся более мясистыми. Разрастающийся при плодах и приобретающий мясистость околоцветник характерен для многих видов из разных триб сем. *Urticaceae*, в том числе и из трибы *Boehmerieae*.

У представителей сем. *Celtidaceae* околоцветник после цветения не разрастается, а подсыхает, едва прикрывая основание плода, или опадает.

4. Положение и тип семяпочки. В порядке *Urticales* только представители сем. *Urticaceae* и большей части родов сем. *Cecropiaceae* (Berg, 1989) имеют ортотропную или почти ортотропную, базальную или субазальную семяпочку. У всех других семейств порядка, включая *Celtidaceae* и *Ulmaceae* s. str., семяпочка анатропная, гемитропная или кампилотропная, висячая, апикальная, т. е. прикрепленная в верхней части гнезда завязи. В отличие от этого семяпочка у *Lozanella* почти ортотропная, суббазальная, прикрепленная в нижней трети гнезда завязи, что характерно и для многих таксонов трибы *Boehmerieae*.

5. Форма зародыша. У *Lozanella* зародыш (и особенно его семядоли) почти прямой. Для сем. *Urticaceae* также характерен прямой, реже слабо согнутый зародыш. В сем. *Celtidaceae*, напротив, семядоли зародыша поперек согнуты, складчато поперек сложены или спирально свернуты. Таким образом, и по этому признаку род *Lozanella* ближе стоит к сем. *Urticaceae*, чем к сем. *Celtidaceae.*

6. Характер тычиночных нитей в цветочных почках. Этот признак широко используется как диагностический в пределах порядка *Urticales* для разграничения семейств, подсемейств и триб. Сем. *Ulmaceae* s. str., например, отличается прямыми нитями тычинок в цветочных почках, а семейства *Urticaceae* и *Celtidaceae* — согнутыми (за исключением рода *Ampelocera*, положение которого в сем. *Celtidaceae*, как уже указывалось, дискуссионно).

По рассматриваемому признаку E. Corner (1962) выделяет в порядке *Utricales* 3 типа тычинок: тычинки с прямыми нитями; тычинки с согнутыми нитями, которые в момент цветения мгновенно выпрямляются, и пыльники как бы «выстреливают» пыльцу (уртикоидные тычинки); тычинки с менее согнутыми нитями, в момент цветения распрямляющимися не так резко, раскрывание их пыльников не дает эффекта выстреливания пыльцы.

В цветочных почках крапивных пыльник неподвижен и как бы прижат к цветоложу и рудименту гинецея (Corner, 1962). Растущие тычиночные нити не приподнимают пыльники над цветоложем и представляют собой эластично натянутые дуги, но как только нарушается фиксированность пыльника, тычиночные нити резко выпрямляются и мгновенно перенесенные вверх пыльники выстреливают пыльцу. Этот характерный уртикоидный тип тычинок свойствен и роду *Lozanella.*

В сем. *Celtidaceae* в почках обоеполых цветков нити тычинок согнуты, но пыльники подвижны и растущие тычиночные нити приподнимают пыльники над цветоложем. В результате к моменту цветения пыльники расположены уже в средней или даже в верхней части цветка, тычиночные нити согнуты слабее, и их постепенное выпрямление во время цветения сопровождается менее резким выбрасыванием пыльцы из пыльника. Однако в цветочных почках мужских цветков, возможно, и у представителей *Celtidaceae* пыльники остаются неподвижными вплоть до цветения, этим можно объяснить отмеченный в литературе эффект выстреливания пыльцы при цветении *Celtis laevigata* Spreng (Cueller, 1967).

Следовательно, по признаку согнутости нитей тычинок в цветочных почках и внезапности раскрывания пыльников нельзя разграничить представителей семейств *Celtidaceae* и *Urticaceae*, т. е. уртикоидные тычинки *Lozanella* или подтверждают принадлежность этого рода к сем. *Urticaceae*, или во всяком случае не противоречат ей.

Что касается других таксономических признаков, традиционно используемых в качестве диагностических в порядке *Urticales* (форма, жилкование, опушение листьев, строение цветка, соцветия, плода и пыльцы, хромосомные числа, хемотаксономическая характеристика, жизненная форма), то и по этим особенностям род *Lozanella* не выходит за пределы характеристики сем. *Urticaceae.*

Таким образом, род *Lozanella* по совокупности таксономических признаков не обнаруживает близкого родства с сем. *Celtidaceae* и, несомненно, относится к кругу родства сем. *Urticaceae*. Род *Lozanella* стоит ближе всего к *Boehmerieae* (*Urticaceae*), и включение его в эту трибу мне представляется достаточно обоснованным. Это способствует восстановлению генетических связей *Lozanella*, а также освобождению сем. *Celtidaceae* от не родственного ему таксона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грудзинская И. А. Ulmaceae и обоснование выделения *Celtidoideae* в самостоятельное семейство *Celtidaceae* Link // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 12. С. 1723—1749.

Baehni C. Ulmaceae // Flora of Peru. Chicago, 1937. P. 268—274. (Contr. Field. Mus. Nat. Hist. Bot. Ser. Vol. 13).

Berg C. C. Systematics and phylogeny of the *Urticales* // Evolution, systematics and fossil history of the *Hamamelideae*. Oxford, 1989. Vol. 2. P. 193—220.

Burger W. Ulmaceae // Flora Costaricensis. Chicago, 1977. P. 83—93. (Field. Bot. Vol. 40).

Corner E. J. H. The classification of *Moraceae* // Gard. Bull. Singapore. 1962. Vol. 19. P. 187—252.

Cuellar H. S. Description of the pollenrelease mechanism in the flower of the Mexican hackberry tree, *Celtis laevigata* // Southwest. Nat. 1967. N 12. P. 471—474.

Franco Rosseili P. Acerca de *Lozanella enantiophylla* (*Ulmaceae*) // Caldesia. 1992. Vol. 17. N 1. P. 177—178.

Nee M. Ulmaceae // Flora de Veracruz. Xalapa, 1984. Fasc. 40. P. 1—38.

Nevling L. I. Ulmaceae // Flora of Panama. St. Louis, 1960. P. 105—113. (Ann. Miss. Bot. Gard. Vol. 47. N 2).

Planchon J. E. Ulmaceae // DC Prodromus regni vegetabilis. Paris, 1873. Pars 27. P. 151—210.

Standley P. C., Steyermark J. A. Ulmaceae // Flora of Guatemala. Chicago, 1946. P. 1—10. (Field. Bot. Vol. 24. N 4).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VI 1994

SUMMARY

The neotropical genus *Lozanella*, traditionally included in the *Ulmaceae* (*Celtidoideae*) or in the *Celtidaceae* Link, is referred here to a genus of the *Urticaceae*. The *Lozanella* has the set of the important taxonomical characters common to the *Urticaceae* and not found in the *Celtidaceae*. These are the opposite leaves, intrapetiolares, connate stipules, the perianth accrescent after anthesis; orthotropous, subbasal ovule, nearly straight embryo. The other taxonomical features of the *Lozanella* also correspond to the description of the *Urticaceae*. *Lozanella* stands apart from the other genera in the *Celtidaceae* and forms a discordant element in the family.

УДК 581.3 : 582.663

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

Г. Б. Салахова, О. Г. Иванова, И. А. Чернов

ЭМБРИОЛОГИЯ И АНТЭКОЛОГИЯ *AMARANTHUS MANTEGAZZIANUS* (*AMARANTHACEAE*)

G. B. SALAKHOVA, O. G. IVANOVA, I. A. TCHERNOV. THE EMBRIOLOGY AND ANTHECOLOGY OF *AMARANTHUS MANTEGAZZIANUS* (*AMARANTHACEAE*)

Впервые проведено эмбриологическое исследование, изучена биология цветения и опыления у *Amaranthus mantegazzianus*. Установлено, что развитие женских и мужских эмбриональных структур проходит в основном нормально, но очень часто наблюдается дегенерация пыльцы на 1- или 2-клеточной стадии. Растение имеет утренне-дневной тип цветения. Максимальное количество цветков раскрывается через 5—10 дней от начала цветения.

Сем. *Amaranthaceae* включает в себя 65 родов, около 900 видов (Тахтаджян, 1966). Наибольший интерес из них представляет род *Amaranthus* L. Многие

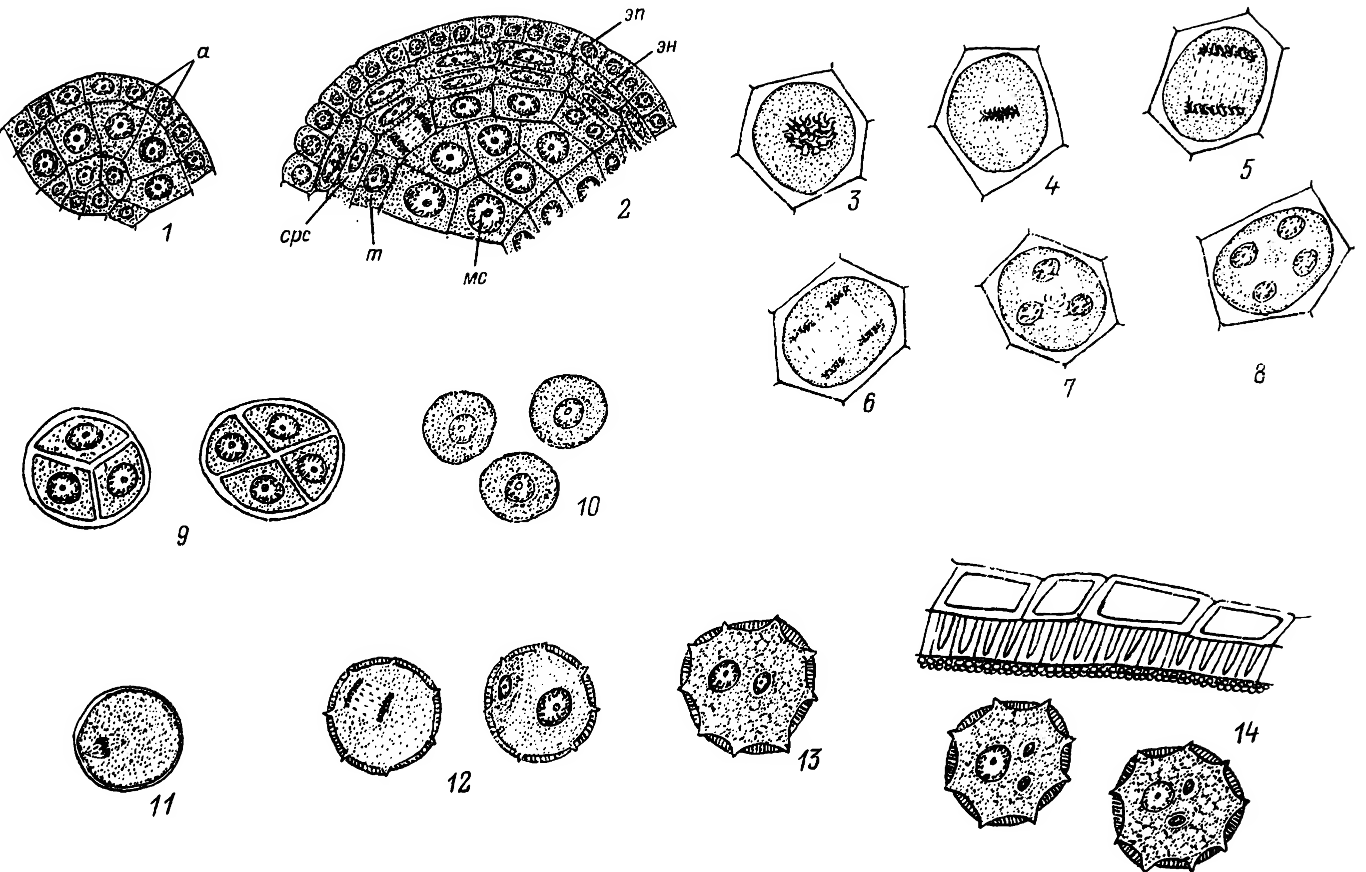
виды амаранта используются как овощные, зерновые, кормовые и лекарственные культуры в Центральной и Южной Америке, Восточной Африке и других странах. У нас в стране амарант является новой перспективной кормовой культурой, так как по содержанию белка и по питательной ценности он в 2—3 раза превосходит многие традиционные кормовые культуры (в белке амаранта в 3 раза больше лизина, чем в белке кукурузы; Saunders, Becker, 1984). Сведений о биологии размножения этого растения в литературе очень мало. Эмбриология сем. *Amaranthaceae* до настоящего времени исследована недостаточно. Из рода *Amaranthus* изучено всего 5 видов. K. Schnarf (1929) обобщил раннюю эмбриологическую литературу, относящуюся к семейству амарантовых. Сюда были включены работы A. Braun (1860), A. Fischer (1882) и др. (цит. по: Kajale, 1940). Далее эмбриологические исследования сем. *Amaranthaceae* стали пополняться: были изучены развитие семян у *Amaranthus caudatus* L. (Woodcock, 1931), микро- и мегаспорогенез у *Digera arvensis* Forsk. (Naithani, 1933), развитие женского гаметофита у *Alternanthera sessilis* R. Br. (Kajale, 1935), развитие зародыша у *A. sessilis, Digera arvensis* (Joshi, Kajale, 1937) и *Amaranthus retroflexus* L. (Souèges, 1937). L. Kajale (1940) подробно изучил эмбриологию у 6 видов, относящихся к 6 родам сем. *Amaranthaceae*. Более обширные сведения по эмбриологии этого семейства даны в сводках G. Davis (1966) и В. А. Поддубной-Арнольди (1982). Г. И. Савина (1983) обобщила почти всю литературу, относящуюся к эмбриологии *Amaranthaceae.*

Нами (Салахова и др., 1990, 1992; Salakhova, Tchernov, 1992; Чернов, 1992) впервые исследована эмбриология *Amaranthus cruentus* L. В связи с интродукцией *A. mantegazzianus* в Татарстан данные по эмбриологии и антэкологии этого вида будут чрезвычайно полезными, так как в литературе они отсутствуют.

Материал и методика

Амарант Мантегацца *Amaranthus mantegazzianus* Passer. — раздельнополое, однодомное, светолюбивое, однолетнее растение. Стебель прямой, бороздчатый, более 2 м выс. Соцветие — сложная метелка желто-зеленого цвета, 40—60 см дл. В метельчатом соцветии цветки собраны в клубочки, из-за шаровидной формы цветочных клубочков ветви метелки заканчиваются закругленно. Цветочные клубочки в нижней части соцветия более редкие, кверху сближенные, верхушечный колос не выделяется. Цветки мелкие, многочисленные, сближенные, с 3 прицветниками линейно-шиловидными, расширенными в основании; прицветники в 1.5—2 раза меньше околоцветника.

Материал для исследования *A. mantegazzianus* собран на экспериментальном участке Ботанического сада Казанского университета (Высокогорский р-н, Татарстан) в 1989—1992 гг. Биологию цветения и опыления изучали по методике А. Н. Пономарева (1960), фенологические наблюдения — по методике И. Н. Бейдеман (1954). Для эмбриологических исследований на разных стадиях развития бутоны, цветки и плоды фиксировали в смеси Чемберлена. Материал обрабатывали по общепринятой цитоэмбриологической методике. Срезы были 10—20 мкм толщ. Препараты окрашивали гематоксилином, по Деляфильду, в реактиве Шиффа с подкраской цитоплазмы лихтгрюном. Препараты просматривали под микроскопом МБИ-3, зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-7.



а
эп
эн
1
срс
т
мс
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

Результаты исследования

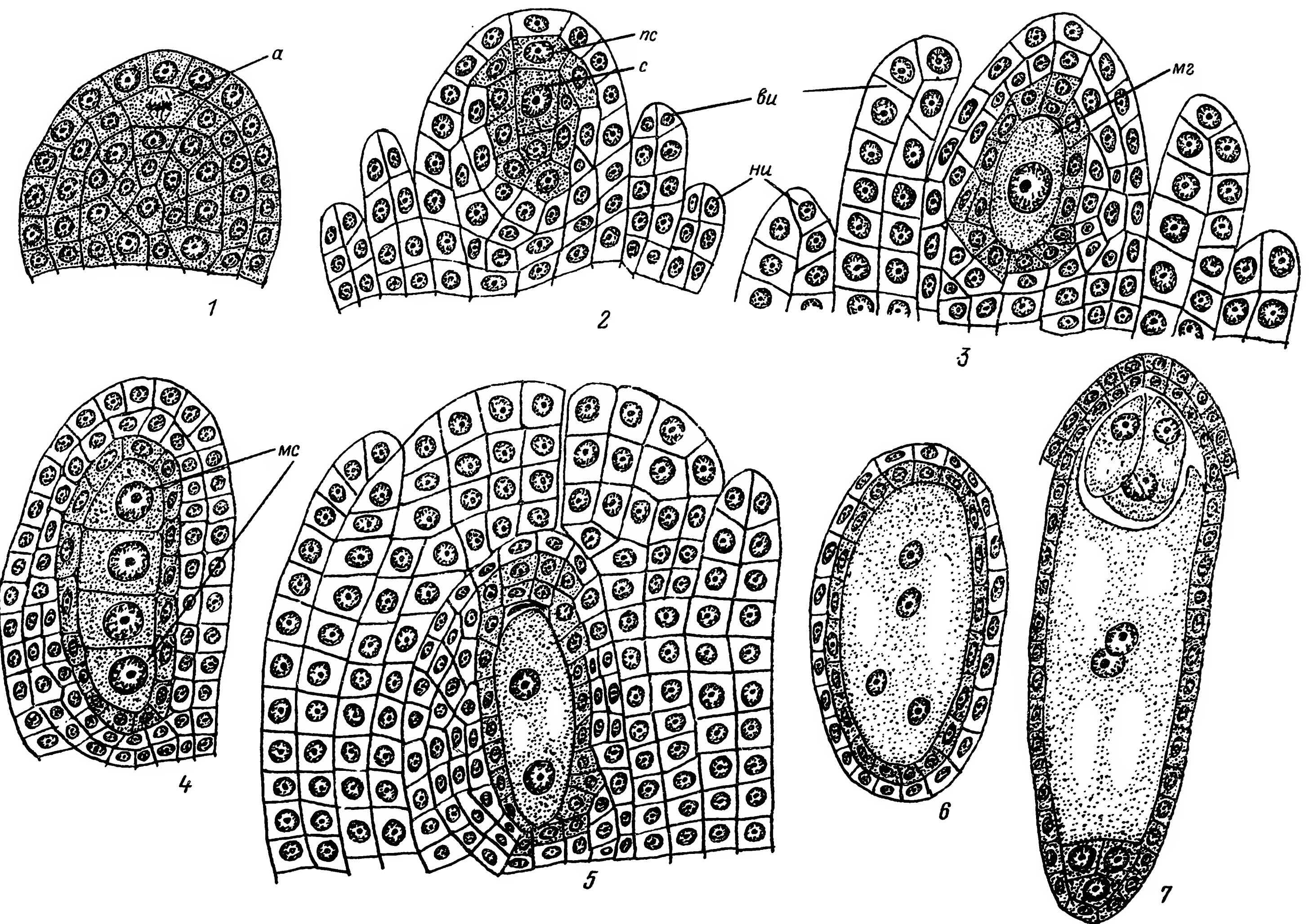
Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита

Мужской цветок у *A. mantegazzianus* состоит из 5 тычинок и 5 ланцетовидных листочков околоцветника. Пыльники 4-гнездные, имеют 4-лопастную форму. В каждой лопасти под эпидермисом располагаются клетки археспория (рис. 1, *1*), которые в процессе развития делятся периклинально, образуя кнаружи париетальные клетки, а внутрь — спорогенные. Из париетальных клеток формируются стенки пыльника, за исключением эпидермиса. Формирование стенки пыльника происходит, так же как у *A. cruentus* (Salakhova, Tchernov, 1992) и у других представителей сем. *Amaranthaceae* (Kajale, 1940; Поддубная-Арнольди, 1982), центростремительно, по типу однодольных (классификация Т. Б. Батыгиной с соавт., 1963). Сформированная стенка пыльника состоит из 4 слоев — эпидермального, эндотеция, среднего слоя и тапетума (рис. 1, *2*). Во время мейоза и развития мужского гаметофита все слои пыльника претерпевают значительные изменения или дегенерируют полностью. Эти процессы у *A. mantegazzianus* происходят так же, как у *A. cruentus*. Клетки эпидермиса делятся антиклинально и сильно вакуолизируются. Клетки эпидермиса сохраняются до раскрывания пыльника, но к этому времени почти полностью лизируются их цитоплазма и ядра. Клетки эндотеция имеют фиброзные утолщения. Клетки эндотеция рано вакуолизируются, ядра удлиняются, далее почти полностью лизируются. Средний слой рано дегенерирует. Тапетум 1-слойный, на ранних стадиях развития его клетки 1-ядерные, позднее становятся 2-ядерными. Таким образом, тапетум у *A. mantegazzianus* клеточный, секреторный 1-слойный с 2-ядерными клетками.

Спорогенная ткань является производной археспория. Спорогенные клетки крупные, имеют большие ядра, густую цитоплазму. Одновременно с формированием стенки пыльника происходит деление спорогенных клеток, оно продолжается до окончательного формирования стенки пыльника. Затем ядра спорогенных клеток впадают в покой и с этого момента они становятся микроспороцитами. После периода покоя микроспороциты приступают к мейозу (рис. 1, *3—8*). В результате двух делений мейоза материнская клетка делится сразу на 4 клетки и образуется тетрада микроспор. Образование тетрад микроспор происходит по симультанному типу, микроспоры в тетрадах располагаются тетраэдрически, иногда изобилатерально (рис. 1, *9*). После выхода из тетрад микроспоры приобретают округлую форму. Сначала у микроспор ядро располагается в центре (рис. 1, *10*), затем образуется вакуоль и ядро смещается к оболочке, где и делится, образуя вегетативное и генеративное ядра. Генеративная клетка вначале расположена у стенки микроспоры (рис. 1, *11, 12*), позднее перемещается внутрь вегетативной клетки (рис. 1, *13*), где и делится, образуя 2 спермия. Спермии располагаются около вегетативного ядра (рис. 1, *14*). В это время в цитоплазме формируется большое число крахмальных зерен. Таким образом, образуется 3-клеточная многоспоровая пыльца. В некоторых бутонах или отдельных пыльниках в бутоне наряду с нормальным развитием 3-клеточной пыльцы очень часто наблюдается дегенерация пыльцы на 1-ядерной, в большинстве случаев на 2-клеточной стадии. Такие явления нами отмечены и у *A. cruentus* (Salakhova, Tchernov, 1992), но у *A. mantegazzianus* пыльники, полностью заполненные дегенерирующей пыльцой, встречаются намного чаще. Это, по-видимому, объясняется тем, что *A. mantegazzianus* цветет

Рис. 1. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Amaranthus mantegazzianus* (*1—14*).

а — археспориальная клетка, *мс* — микроспоры, *мсп* — микроспороцит, *срс* — средний слой, *т* — тапетум, *эн* — эндотеций, *эп* — эпидермис.


а
пс
с
ви
ни
мг
1
2
3
мс
4
5
6
7

гораздо позже (в середине августа), чем *A. cruentus*, и климатические условия отрицательно влияют на формирование мужских генеративных структур.

Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита

У *A. mantegazzianus* завязь 1-гнездная, в завязи содержится 1 крассинуцеллятная, кампилотропная семяпочка. Этот тип семяпочек описан у *A. caudatus* (Woodcock, 1931) и у *A. cruentus* (Салахова и др., 1990). Нуцеллус окружен двумя интегументами, микропиле образуется только из внутреннего интегумента. На верхушке бугорка семяпочки под эпидермисом нуцеллуса располагается 1 большая археспориальная клетка (рис. 2, *1*), которая делится периклинально, образуя 2 клетки — париетальную и спорогенную (рис. 2, *2*). В дальнейшем париетальная клетка делится, образуя кроющие клетки, а спорогенная становится материнской клеткой мегаспор (рис. 2, *3*). Мегаспороцит перед делением разрастается, первое деление мейоза завершается образованием диады клеток. Далее халазальная клетка диады делится еще раз, а микропилярная не делится, в результате образуются только 3 клетки. В отличие от *A. cruentus* у *A. mantegazzianus* нередко встречаются случаи, когда микропилярная клетка диады тоже делится, при этом образуются 4 мегаспоры (рис. 2, *4*). Халазальная мегаспора увеличивается, при росте она сдавливает остальные мегаспоры и поглощает их содержимое.

Зародышевый мешок у *A. mantegazzianus* возникает, так же как у *A. cruentus*, из халазальной мегаспоры, которая быстро растет, ядро ее перемещается в центр и перед делением значительно увеличивается в размерах. На стадии 1-ядерного зародышевого мешка образуется нуцеллярный колпачок из нескольких слоев клеток. После первого деления ядра образуется 2-ядерный ценоцит (рис. 2, *5*). Сестринские ядра отходят друг от друга, между ними располагается вакуоль, а у каждого полюса в цитоплазме — ядра. После второго деления ядер зародышевого мешка образуется 4-ядерный зародышевый мешок (рис. 2, *6*). Через некоторое время ядра 4-ядерного зародышевого мешка снова делятся. На каждом полюсе располагается по 4 ядра и происходит формирование перегородок между ядрами, таким образом формируется 8-ядерный 7-клеточный зародышевый мешок (рис. 2, *7*). Полярные ядра рано сливаются, образуя вторичное ядро зародышевого мешка. Зародышевый мешок у *A. mantegazzianus* развивается по Polygonum-типу (Романов, 1971). Зрелый зародышевый мешок состоит из яйцевого аппарата, центральной клетки и 3 антиподальных клеток. Яйцеклетка имеет крупное ядро, расположенное в апикальной части, и большую вакуоль, находящуюся в базальной части. Синергиды имеют большую вакуоль в апикальной части, а в базальной — ядро. Расположение клеток антипод Т-образное. У *A. mantegazzianus* иногда развиваются в одной семяпочке 2 зародышевых мешка. Вероятно, это результат развития 2 мегаспор в одной тетраде, так как нами не наблюдалось развитие 2 археспориальных клеток.

Антэкология *A. mantegazzianus*

Биология цветения и опыления у *A. mantegazzianus* исследовалась нами с 1989 по 1991 г.

Установлено, что распускание цветков по соцветию идет базипетально. Изучена продолжительность жизни тычиночного цветка, определяемая промежутком времени от начала его раскрывания до конца пыления и высыхания пыльников.

Рис. 2. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Amaranthus mantegazzianus* (*1*—*7*).

а — археспориальная клетка (делящаяся), *ви* — внутренний интегумент, *мг* — мегаспороцит, *мс* — мегаспоры, *ни* — наружный интегумент, *п* — париетальная клетка, *с* — спорогенная клетка.

Для тычиночных цветков *A. mantegazzianus* были выделены следующие фазы: 1) начало распускания — доли околоцветника едва заметно раздвигаются, видны пыльники; 2) полное распускание — лепестки околоцветника раскрываются, сомкнутые пыльники расходятся и одновременно выставляются наружу из околоцветника; 3) пыление — от вскрывания первого пыльника до конца пыления всех пыльников; 4) отцветание — пыльники полностью опустошены и высыхают, доли околоцветника смыкаются, оставляя опустошенные пыльники снаружи.

В утренние часы при температуре воздуха 12 °С, влажности 95% и низкой освещенности — 2.5 клк начинают раскрываться первые цветки. Раздвигание долей околоцветника у *A. mantegazzianus* происходит в умеренном темпе в течение 45—60 мин. После раскрытия цветка сомкнутые пыльники расходятся и происходит одновременное поднятие пыльников над околоцветником. Фаза пыления начинается через 30—40 мин. Несмотря на то что амарант является ветроопыляемым растением, во время фазы пыления цветки посещают насекомые (мухи, пчелы, шмели). Массовое пыление происходит ближе к полудню; высокая температура, освещение стимулируют массовое раскрывание тычиночных цветков. В цветке сначала вскрываются 1—2 пыльника, а затем остальные. Нижний порог пыления наблюдается при температуре 17 °С. Задерживается и прерывается пыление при температуре выше 30 °С. Все фазы раскрывания цветка происходят при относительной влажности воздуха в пределах 80%. Процесс пыления продолжается 30—60 мин, но в зависимости от погоды (пасмурный, дождливый день) время пыления может увеличиваться до 2 ч. После опустошения пыльников доли околоцветника остаются открытыми, и только через 1—1.5 ч околоцветник закрывается, оставляя сверху сближенные сухие пыльники. Общая продолжительность цветения отдельного цветка около 3 ч.

Исследование сезонной динамики цветения *A. mantegazzianus* в течение 1989—1991 гг. показало, что оно начинается в середине августа (на 70-й день со дня появления всходов в 1989 г., на 83-й день в 1990 г. и на 76-й день в 1991 г.). В это время температура в среднем была 17 °С, влажность воздуха 51%, освещенность 38 клк. Максимальное количество цветков (400—470 экз.) раскрывается через 5—10 дней от начала цветения (рис. 3). Близкое к максимальному количество цветков (400—430 экз.) раскрывается в течение последующих 8—9 дней, т. е. пик цветения не ограничивается одним днем, а имеет более широкую амплитуду. Изучение сезонной динамики цветения в климатических условиях 1990 г. также показало, что максимальное количество цветков (400 экз. в день) раскрывается в течение нескольких дней, но кривая цветения может иметь два пика (рис. 3, *Б*). Такая двувершинность кривой цветения, очевидно, определяется неблагоприятными погодными условиями. В конце августа (1990 г.) температура заметно понижается — с 21 до 9—10 °С, освещенность — с 51 до 8 клк. При улучшении условий, когда температура воздуха повышается хотя бы на 5 °С, можно наблюдать небольшую интенсивность в цветении (рис. 3, *Б*). В 1991 г., в конце августа—начале сентября, снижение температуры и освещенности при повышении влажности воздуха также приводит к снижению интенсивности цветения (рис. 3, *А*).

Биология цветения амаранта такова, что растения достаточно интенсивно цветут и в фазу плодоношения, поэтому общая продолжительность фазы цветения составляет 45 дней и более. Первые семена у *A. mantegazzianus* появляются в 1-й декаде сентября, через 101 день от появления проростков. К сожалению, *A. mantegazzianus* в условиях Татарстана дает очень небольшое количество полноценных семян. Это связано с тем, что вегетативная фаза и фаза бутонизации у этого растения очень продолжительны, а формирование и развитие семени приходятся на неблагоприятное по климатическим условиям время (сентябрь—октябрь).

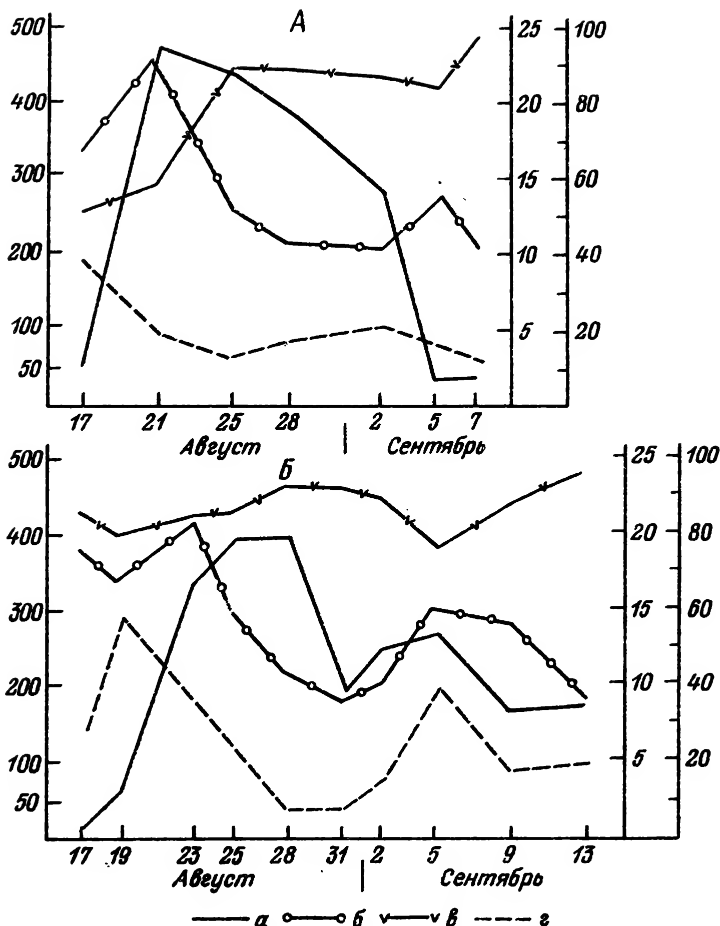


Рис. 3. Сезонная ритмика цветения *Amaranthus mantegazzianus*.

А — 1991 г.; *Б* — 1990 г. *а* — число распустившихся цветков; *б* — температура воздуха на уровне соцветий; *в* — относительная влажность воздуха; *г* — освещение. По горизонтальным осям — календарные даты; по вертикальным осям: слева — число цветков, шт.; справа на первой оси — температура, °С, на второй — относительная влажность, %, и освещение, 10^3 лк.

Наблюдения за суточной ритмикой *A. mantegazzianus* в климатических условиях 1991 г. показали, что суточный ритм цветения в период массового цветения отличается от хода суточного цветения 2 предыдущих лет (рис. 4). Если в 1989—1990 гг. цветки начинали раскрываться около 7—7 ч 30 мин, то в 1991 г. первые цветки раскрывались намного раньше. В качестве примера рассмотрим суточный ритм распускания цветков, который наблюдался 21 августа 1991 г. (рис. 4, *Б*). В день наблюдения цветение контрольных экземпляров началось около 6 ч утра при температуре 21 °С, влажности воздуха 57% и низкой освещенности. В это время раскрылось около 75 цветков, уже через 1.5 ч интенсивность распускания цветков возросла и достигла максимума (470 экз.) при температуре 23 °С, относительной влажности воздуха 55%. К 9 ч наблюдалось резкое снижение интенсивности цветения до 50 экз. К 11 ч при температуре около 25 °С, влажности воздуха 50% цветение полностью прекратилось. Продолжительность суточного цветения *A. mantegazzianus* составляет 4—5 ч.

Таким образом, у *A. mantegazzianus* кривая суточной ритмики цветения в 1991 г. имеет один пик, который приходится на 7—7 ч 30 мин. Пик цветения

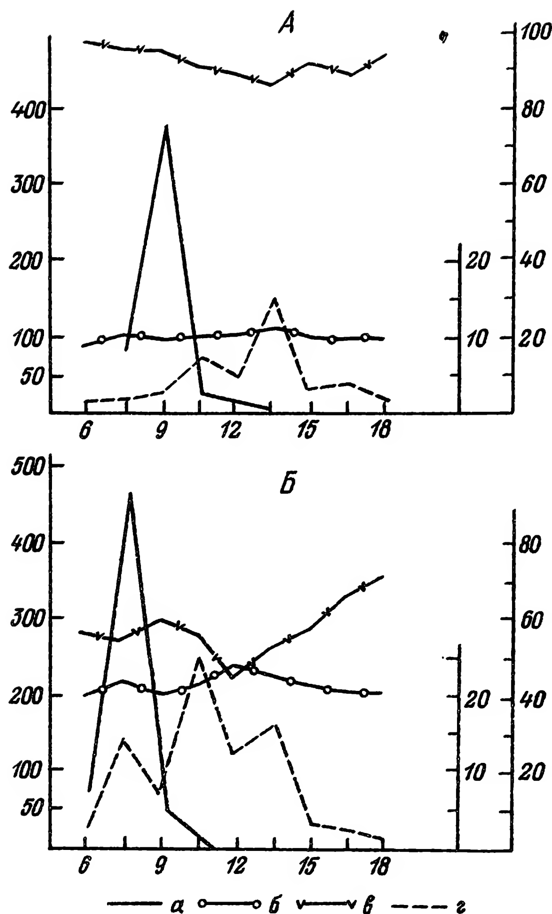


Рис. 4. Суточная ритмика цветения *Amaranthus mantegazzianus*.

А — 25 августа 1990 г.; *Б* — 21 августа 1991 г. По горизонтальным осям — время суток, ч. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

может приходиться и на более позднее время, как это было в 1989—1990 гг. В это время цветки начинали раскрываться около 7—7 ч 30 мин, а максимум цветения приходился на 9 ч утра. Из вышеизложенного можно сделать вывод, что в течение суток максимальное количество цветков раскрывается через 1—1.5 ч от начала их распускания. Смещение пика цветения на более раннее время в 1991 г., вероятно, определяется тем, что во 2-й декаде августа значения утренних температур довольно высоки (21 °С), влажность воздуха 57%, а освещенность низкая.

Заключение

Проведенное исследование эмбриональных структур у *A. mantegazzianus* позволило выявить некоторые различия эмбриологических признаков у этого вида и *A. cruentus*. Например, у *A. mantegazzianus* нередко образуются 4 мегаспоры, а у *A. cruentus* — всегда только 3. У *A. mantegazzianus* иногда в одной семяпочке наблюдалось развитие 2 зародышевых мешков.

У *A. mantegazzianus* пыльники, полностью заполненные дегенерирующей пыльцой, встречаются намного чаще, чем у *A. cruentus*. Это, вероятно, объясняется тем, что *A. mantegazzianus* цветет намного позже, чем *A. cruentus*, и

климатические условия отрицательно влияют на формирование мужских генеративных структур.

Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Результаты наблюдений за цветением *A. mantegazzianus* показали, что это растение имеет утренне-дневной тип цветения, пик цветения приходится на 7 ч 30 мин—9 ч утра. В течение суток максимальное количество цветков раскрывается через 1—1.5 ч от начала их распускания и через 5—10 дней от начала цветения. В связи с растянутой продолжительностью вегетативной фазы и бутонизации первые семена у *A. mantegazzianus* появляются только в 1-й декаде сентября, формирование семени приходится на неблагоприятное по климатическим условиям время (сентябрь—октябрь), поэтому в условиях Татарстана *A. mantegazzianus* дает очень небольшое количество полноценных семян и его целесообразно выращивать только для получения зеленой массы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae* // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 8. С. 1108—1120.

Бейдеман И. Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.—Л., 1954. 131 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 350 с.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.—Л., 1960. Т. 2. С. 9—19.

Романов И. Д. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Киев, 1971. С. 72—113.

Савина Г. И. Семейство *Amaranthaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых (*Phytolacaceae—Thymelaeaceae*). Л., 1983. С. 47—49.

Салахова Г. Б., Чернов И. А., Иванова О. Г. Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита у *Amaranthus cruentus* (*Amaranthaceae*) // Тез. докл. Всесоюз. симп. Сыктывкар, 1990. С. 166—167.

Салахова Г. Б., Иванова О. Г., Чернов И. А. Развитие зародыша, эндосперма и семенной кожуры у *Amaranthus cruentus* (*Amaranthaceae*) в условиях интродукции // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 31—36.

Тахтаджян А. Л. Систематика и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966. 608 с.

Чернов И. А. Амарант — физиолого-биохимические основы интродукции. Казань, 1992. С. 15—22.

Davis G. L. Systematic embryology of the angiosperms. N. Y.—London—Sydney, 1966. 528 p.

Joshi A. C., Kajale L. B. Fertilization and seed development in *Amaranthaceae* // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1937. Vol. 5. N 3. P. 91—100.

Kajale L. B. The female gametophyte of *Alternanthera sessilis* // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1935. Vol. 2. P. 476—480.

Kajale L. B. A contribution to the embryology of the *Amaranthaceae* // Proc. Nat. Inst. Sci. India. 1940. Vol. 6. P. 577—625.

Naithani S. P. A contribution to the morphology of *Digera arvensis* // Bul. Acad. Sci. U. P. India. 1933. Vol. 3. N 2. P. 119—128.

Salakhova G. B., Tchernov I. A. Microsporogenesis and the development of male gametophyte in *Amaranthus cruentus* (*Amaranthaceae*) // XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction». St. Petersburg, 1992. P. 475—477.

Saunders R. M., Becker K. Amaranthus: a potential food, and feed resource // Adv. Cereal Sci. and Technol. st. pal. Minn. 1984. Vol. 6. P. 357—396.

Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 417 S.

Souèges R. Embryogénie des Amaranthacées. Développement de l'embryon chez l'*Amaranthus retroflexus* L. // C. R. Acad. Sci. (Paris). 1937. T. 204. P. 892—894.

Woodcock E. F. Seed development in *Amaranthus caudatus* L. // Papers Mich. Acad. Sci. Arts and lett. 1931. Vol. 15. P. 173—178.

Казанский университет

Получено 19 IV 1994

SUMMARY

The embryology, biology of blooming and pollination is studied in *Amaranthus mantegazzianus*. The development of the female and male embryonic structures is basically normal but pollen degeneration at the unicellular and bicellular stages occurs very frequently. The flowers open in the morning and day time. The maximal number of the flowers opens in 5—10 days after beginning of flowering.

УДК 581.4 : 681.332/.333 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

А. А. Беляев

О ВОЗМОЖНОСТИ МОДЕЛИРОВАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ СТАДИЙ МОРФОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДА «МАШИНЫ КЛЕТОЧНЫХ АВТОМАТОВ»

A. A. BELYAEV. ON THE POSSIBILITY OF MODELLING OF SOME STEPS OF MORPHOGENESIS IN PLANTS BY THE METHOD OF CELLULAR-AUTOMATA MACHINE

С помощью программы Beta-CAM, реализации машины клеточных автоматов на ПЭВМ IBM PC моделировался процесс закладки листовых примордиев в апикальной меристеме побега семенного растения. Сформулировано правило второго порядка APEX, дающее при развитии начального паттерна клеток с конфигурацией в виде круга картину, сходную с наблюдаемой при закладке мутовки из 4 листовых примордиев. Сделан вывод о возможности моделирования стадий морфогенеза растений с помощью машины клеточных автоматов.

Моделирование является одним из наиболее эффективных методов исследования, применяемых сейчас во всех разделах науки, в том числе и при исследовании биологических объектов. Суть его сводится к нахождению общего в частном и на основе этих общих закономерностей к созданию синтетической системы, поведение которой повторяет моделируемый объект. С другой стороны, точная и правильно выполненная модель часто позволяет уточнить детали и особенности изучаемого процесса или структуры. С моделью можно экспериментировать: например, изменяя входные параметры, можно получать определенный результат, показывающий, как ведет себя исследуемая система в том или ином случае. Наиболее интересны для исследования «непослушные» модели, т. е. такие модели, поведение которых достаточно автономно и не зависит на определенных этапах от воли экспериментатора.

Если в таких областях знаний, как физика и математика, моделирование не вызывает возражений, то многообразие биологических организмов, кажется, ставит перед исследователями неразрешимую задачу. И. И. Шмальгаузен в работе «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1968) определял организм как систему, т. е. соподчиненную сложную взаимосвязь частей, дающую в своих противоречивых тенденциях, в своем непрерывном движении высшее единство — развивающуюся организацию. Именно такой подход к организму как к биологической системе, состоящей из взаимосвязанных частей, позволяет применять различные методы моделирования — от численных методов до моделирования, связанного с применением методов компьютерной графики, и от построения простейших моделей, описывающих одну структуру или процесс, до моделей более высокого порядка, описывающих развитие как блока структур с учетом связей между ними, так и всей биологической системы в целом.

В этой работе сделана попытка определить возможности моделирования отдельных стадий морфогенеза, в частности процесса развития апикальной меристемы побега семенного растения за период пластохрона с помощью одного

из наиболее эффективных методов моделирования физических явлений — машины клеточных автоматов (cellular-automata machine — CAM).

Метод клеточных автоматов разработал в конце 40-х годов J. von Neumann (Тоффоли, Маргуолус, 1991) для более реалистичного описания сложных, динамичных, пространственно протяженных и, в частности, биологических систем. Пространство клеточного автомата представляет собой сетку, каждая клетка которой обладает дискретным числом состояний, определяемых состоянием ближайших соседей. Таким образом, законы системы являются локальными и повсюду одинаковы.

Идея клеточных автоматов была реализована с помощью машины клеточных автоматов на базе персональных ЭВМ, способной поддерживать работу автомата, т. е. вычислять состояние каждой из клеток на протяжении достаточно большого времени эволюции системы. Наиболее современными являются машина CAM-6 со стороной квадрата, равной 256 клеткам, разработанная в лаборатории информатики Массачусетского технологического института, и ее отечественный аналог — машина Beta-CAM, сторона которой равна 128 клеткам, разработанная в Институте информатики и автоматизации РАН под руководством С. Н. Баранова (1992). Управляющее программное обеспечение написано на языке Forth, разработанном в конце 60-х годов Ch. H. Moore и первоначально использовавшемся для управления с помощью ЭВМ аппаратурой радиоастрономической обсерватории (Дьяконов, 1992). Это своеобразный язык, широко применяемый в настоящее время как для создания простых игр, так и для программирования микропроцессоров, однокристальных ЭВМ и бортовых вычислителей космических кораблей по программе «Спейс-Шатл». Одной из его отличительных особенностей является поразительная компактность программ: так, программная реализация Beta-CAM занимает менее 30 Кб.

Схема «работы» каждой клетки предельно проста: она является переменной с двумя состояниями — 0 и 1 (но, используя специальные приемы, можно получить до 16 состояний клетки). Эти состояния отражаются на экране дисплея: например, клетка может быть черной или белой. В машине клеточных автоматов состояние клетки во время цикла обновления может сменяться новым на основании «правила», задаваемого на языке Forth экспериментатором. Цикл обновления называется шагом. При написании правила мы определяем, как на клетку повлияют некоторые из соседей, для этого необходимо обозначить «окрестность». Существует несколько типов окрестностей, но для первых, наиболее простых экспериментов выбрана окрестность Мура (N/MOORE) с 8 соседями, соответствующими сторонам света:

N. WEST	NORTH	N. EAST
WEST	CENTER	EAST
S. WEST	SOUTH	S. EAST

Что же позволяет говорить о корректности применения машины клеточных автоматов для моделирования стадий морфогенеза у растений и, в частности, процессов закладки листовых примордиев в апикальной меристеме побега? Во-первых, как и битовая плоскость клеточных автоматов, зона апикальной меристемы может быть представлена (в упрощенном варианте) в виде тора, т. е. пространства, однородного во всех направлениях, поскольку она состоит из множества тотипотентных недифференцированных паренхимных клеток. Во-вторых, единственной генетической «программой», действующей в клетках апикальной меристемы побега на стадии закладки листовых примордиев, является программа клеточных делений: клетка находится либо в митозе, либо в интерфазе; процесс дифференциации проводящей системы начинается немного позже. Таким образом, каждая клетка может быть рассмотрена как однобитовая ячейка с двумя состояниями — интерфазным (клетка живая, но не делится)

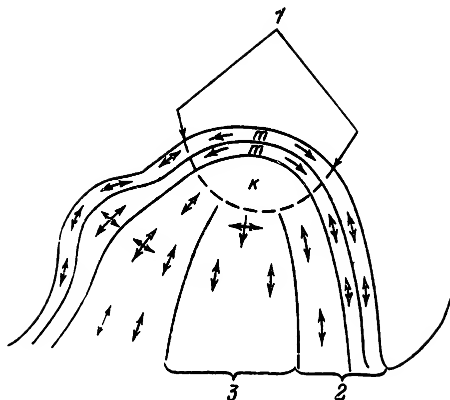


Рис. 1. Схема строения апикальной меристемы побега семенного растения (по: Gifford, Corson, 1971).

1 — апикальные инициали (т — туника, к — корпус); 2 — периферическая зона; 3 — колончатая меристема. Стрелками показано направление клеточных делений.

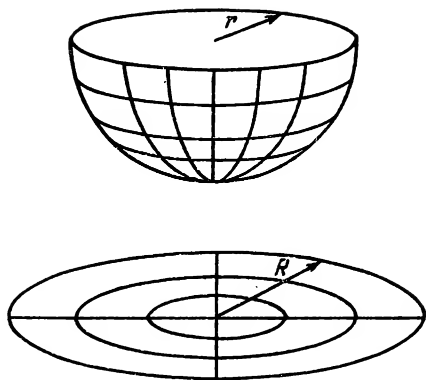


Рис. 2. Проекция поверхности полусферы на плоскость.

r — радиус полусферы, R — радиус круга с площадью, тождественной площади полусферы.

и митотическим (клетка активно делится). И, в-третьих, в апикальной меристеме побега на состояние клетки влияют клетки-соседи, т. е. здесь также соблюдается принцип локальности взаимодействий.

В экспериментах на машине клеточных автоматов Beta-CAM в лаборатории биосистематики и цитологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН мной моделировалось развитие апикальной меристемы побега — от возникновения клеток — производных туники-корпуса до начала дифференциации проводящей системы. За исходную была принята схема строения апикальной меристемы побега семенного растения, предложенная E. Gifford и G. Corson (1971) (рис. 1). Она основана на большом количестве данных о развитии этой структуры у разных таксонов семенных растений, полученных исследователями почти за столетие.

Клетки — производные туники-корпуса за период пластохрона формируют два типа клеточных пластов — стадию наибольшей и стадию наименьшей площади (Синнот, 1963; Эзау, 1980). Здесь необходимо пояснить, что под пластом я понимаю группу клеток, образовавшихся в результате антиклинальных делений клеток — производных туники-корпуса и формирующих впоследствии узел или междоузлие. Стадия наибольшей площади связана с формированием листовых примордиев и развивается по наиболее сложной программе, поэтому моделировалось развитие именно этой стадии.

Первая фаза развития клеточного пласта стадии наибольшей площади характеризуется изодиаметрическим ростом за счет митотической активности и увеличения размеров клеток. Далее, во второй фазе в отдельных зонах периферической меристемы увеличивается число периклинальных делений и происходит закладка одного или нескольких листовых примордиев. Наконец, в третьей фазе развития на стыке периферической и колончатой меристем (для голосеменных и двудольных) происходит дифференциация проводящей системы.

При моделировании описанного процесса a priori было понятно, что в качестве исходного должно служить правило, определяющее постоянный рост начального паттерна клеток. Из нескольких правил этого семейства (Тоффоли, Маргуолус, 1991) правило LICHENS лучше всего отражает нарастание клеточной массы в процессе развития апикальной меристемы побега. Суть этого правила заключается в том, что клетка «включается» (образуется) только

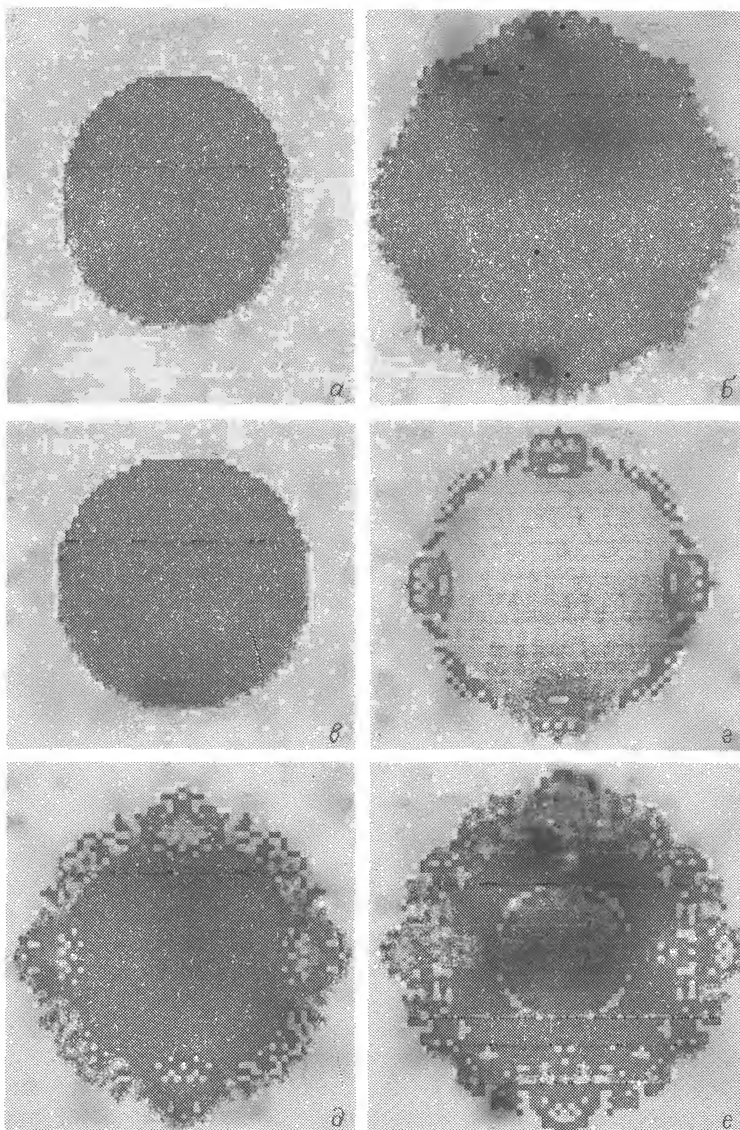


Рис. 3. Эволюция паттерна клеток с начальной конфигурацией в виде круга по правилу LICHENS (*а, б*) и по правилу APEX (*в—е*).

а, в — начальная конфигурация; *г* — через 10 шагов; *д* — через 20 шагов; *б, е* — через 30 шагов.

тогда, когда имеет несколько живых соседей, т. е. моделируется процесс роста за счет увеличения клеточных объемов и периклинальных делений клеток — производных туники-корпуса.

Группы апикальных инициалей в трехмерной проекции имеют (в идеальном случае) форму полусферы. Площадь полусферы тождественна площади круга с радиусом, в 1.4 раза бóльшим радиуса полусферы ($R = 1.4\ r$) (рис. 2); таким образом, мы можем изобразить начальную конфигурацию клеток — производных туники-корпуса в виде круга определенного радиуса. На рис. 3, *а, б* показаны начальная конфигурация и ее эволюция после 30 шагов.

Такая модель может отражать рост клеточного пласта только до периода дифференциации листовых примордиев. Для создания более точной модели развития узла побега исходная программа была усложнена: во-первых, модель сделана двухплоскостной путем введения дополнительного правила ECHO, делающего плоскость 1 эхом плоскости 0 с задержкой на 1 шаг, что наблюдается непосредственно в апексе побега, где (в идеальном случае) срез, находящийся ближе к вершине побега, является «прошлым» среза, находящегося ниже (время, записанное в пространстве), и, во-вторых, учитывалось взаимодействие слоев вводом в программу-правило оператора XOR (операция сложения по модулю 2 центральных клеток обеих плоскостей), что позволяет сделать модель обратимой, т. е. сохраняющей информацию.

Результатом явилось правило второго порядка, названное мной APEX, которое на языке Forth выглядит следующим образом:

```
                         : ECHO
       CENTER > PLN1;
                         : U
             CENTER;
                         : APEX
     8SUM {UUU1U1111}
 CENTER' XOR > PLN0;
```

На рис. 3, *в—е* представлена эволюция начального клеточного слоя через 10, 20 и 30 шагов. Вначале возникает небольшая зона «клеточной активности», располагающаяся по периферии разрастающегося круга и аналогичная митотической активности в периферической зоне апекса побега при закладке листовых примордиев. К 10-му шагу, когда первоначальный объем превышен в 1.3 раза, становится заметной мутовка из 4 «листовых примордиев». В течение последующих 20 шагов клеточная активность в местах возникновения «листовых зачатков» увеличивается, захватывая более глубокие слои, и даже начинает формировать подобие листового следа. До некоторой степени это моделирует развитие листового узла, например, у представителей рода *Galium*. Внутренняя зона «клеточной активности», аналогичная возникновению неоднородности клеток на границе периферической зоны и зоны колончатой меристемы, связанная с дифференциацией проводящей системы, возникает при внесении внутреннего круга меньшего радиуса в начальную конфигурацию.

Представленная компьютерная модель развития апикальной меристемы побега далека от совершенства. В ней учитываются не все факторы, влияющие на процессы морфогенеза в апексе. Но даже такая простейшая модель, выполненная на машине клеточных автоматов, свидетельствует о широких возможностях этого метода моделирования при исследовании морфогенеза и формообразования у растений.

Машина клеточных автоматов может с успехом применяться не только для исследования сложных объемов организменных структур, но и для изучения и моделирования закономерностей развития напочвенного растительного покрова, тем более что гораздо проще моделировать объекты, расположенные в одной плоскости. Существуют уже готовые программы-правила, например, для исследования генетического дрейфа или конкурентного роста, что лишний раз подтверждает перспективность использования метода машины клеточных автоматов в различных областях ботаники.

Приношу глубокую благодарность Сергею Николаевичу Баранову (Институт информатики и автоматизации РАН) за помощь, оказанную при подготовке статьи к печати.

Исследование выполнено частично на средства Фонда Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов С. Н. Клеточные автоматы на персональной ЭВМ // Природа. 1992. № 9. С. 17—25.

Дьяконов В. П. Форт-системы программирования персональных ЭВМ. М., 1992. 352 с.

Синнот Э. Морфогенез растений. М., 1963. 604 с.

Тоффоли Т., Маргуолус Н. Машины клеточных автоматов. М., 1991. 278 с.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1968. 384 с.

Эзау К. Анатомия семенных растений. М., 1980. 558 с

Gifford E. M., Corson G. E. The shoot apex in seed plants // Bot. Rev. 1971. Vol. 37. N 2. P. 143—229.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 31 V 1993

SUMMARY

The development of the shoot apex in seed plants was modelled with the help of the Beta-CAM program which is the realization of the cellular-automata machine using personal computer IBM PC. The rule of the second order APEX have been formulated. It gives, during the development of the initial cell pattern having the shape of the circle, the picture similar to the one that observed during the initiation of the whorl consisting of four leaf primordia. We have come to the conclusion about the possibility of modelling of some elements of morphogenesis in plants using the cellular-automata machine.

УДК 581.442 : 582.678.1

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

О. Б. Михалевская, Л. Т. Джибути, М. А. Брегвадзе

СТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ ПОБЕГОВ И ПОЧЕК *LINDERA ANGUSTIFOLIA* И *L. COMMUNIS* (*LAURACEAE*)

O. B. MIKHALEVSKAYA, L. T. JIBUTI, M. A. BREGVADZE. STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF SHOOTS AND BUDS IN *LINDERA ANGUSTIFOLIA* AND *L. COMMUNIS* (*LAURACEAE*)

Проведено сравнение развития побегов и почек у растущих в одинаковых условиях на Черноморском побережье Грузии 2 близких видов рода *Lindera*, один из которых листопадный (*L. angustifolia*), другой вечнозеленый (*L. communis*). Вечнозеленый вид линдеры отличается от листопадного более растянутым периодом роста побегов, весенним распусканием почек не у всех, а только у 70% побегов, меньшей скоростью развития почек, большей долей метамеров без ассимилирующих листьев в общем числе метамеров побега и опадением верхушек не у всех, а лишь у части побегов дерева.

Исследования структуры и развития почек и побегов у древесных растений необходимы для выявления закономерностей роста деревьев и путей адаптации процессов роста к внешним условиям. Знание этих закономерностей обеспечит возможность прогнозирования продуктивности деревьев и поиск путей ее повышения. Особый интерес представляет сравнительное изучение листопадных и вечнозеленых видов, имеющих разную стратегию роста и адаптации к внешним условиям. С целью такого сравнения мы исследовали структуру побегов и динамику их развития у 2 видов рода *Lindera* Thunb. — у листопадной линдеры узколистной *L. angustifolia* Cheng. и вечнозеленой линдеры обыкно-

венной *L. communis* Thunb. Оба вида, распространенных в Китае, интродуцированы на Черноморское побережье Кавказа и рекомендуются для использования в парковом строительстве. Это кустарники или невысокие деревья. Листопадность *L. angustifolia,* как и некоторых других представителей этого рода, является исключением в семействе лавровых, представленном в основном вечнозелеными древесными видами (Холявко, Глоба-Михайленко, 1976; Пилипенко, 1978; Брегвадзе, 1979; Tsui Hung-pin, 1987). Листья *L. angustifolia* приобретают яркую осеннюю окраску на побережье Аджарии в начале ноября, отмирают, но не опадают, а остаются сухими на ветвях всю зиму и опадают лишь весной при распускании почек. У *L. communis* пожелтение и опадение старых листьев происходят, как и у других вечнозеленых деревьев, постоянно в течение года, но более всего — весной во время роста новых побегов. При этом опадают только самые старые листья, составляющие в целом незначительную часть всей листвы.

Материал для исследования побегов был собран в Батумском ботаническом саду. Пробы почек фиксировали 1—2 раза в месяц в течение года и исследовали с помощью бинокулярной лупы. У побегов измеряли длины каждого междоузлия и листа, а также высоту пазушной почки.

Для обоих видов характерны специализированные генеративные побеги, которые представляют собой укороченные пазушные побеги без зеленых листьев, все их листья чешуевидные. В пазухах верхних чешуй формируются цветки, а нижние чешуи не имеют пазушных почек. На конусе нарастания генеративного побега формируется зачаток верхушечного цветка. У *L. communis* генеративные побеги состоят из большего числа метамеров, чем у *L. angustifolia.* У первого вида они содержат чаще всего 8 нижних чешуй без пазушных почек и 5—8 верхних с пазушными цветками, а у второго — 4 нижние чешуи и 4—6 верхних с цветками. Генеративные побеги живут 1 год и после плодоношения отмирают и опадают.

Крону дерева образуют вегетативные побеги, несущие ассимилирующие листья. Среди вегетативных побегов выделяются немногочисленные, мощные, интенсивно растущие побеги, развивающиеся обычно из нижних пазушных почек скелетных ветвей. Пользуясь классификацией побегов кустарников, предложенной М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряковым (1977), их можно назвать побегами формирования. Они несут до 40—50 зеленых листьев и достигают длины в 1—1.5 м. Для них характерно силлептическое ветвление, так как часть пазушных почек сразу трогается в рост без предварительного периода покоя еще во время роста материнского главного побега. В результате этого молодой растущий побег формируется сразу разветвленным.

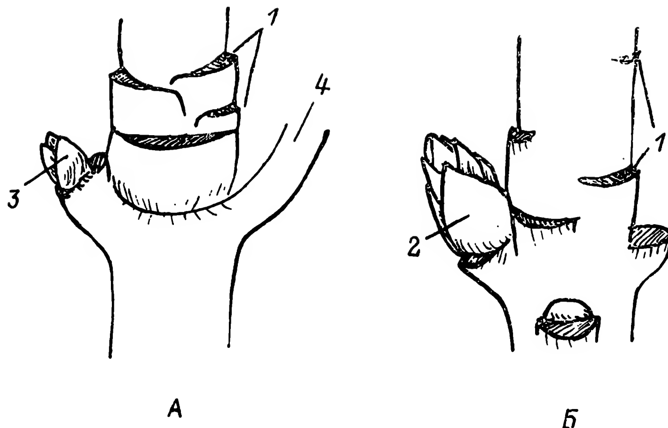
Большинство вегетативных побегов несут гораздо меньше листьев и менее длинные, чем побеги формирования. На них не образуются боковые силлептические побеги. Все вегетативные побеги живут много лет. На их многолетних осях у обоих исследованных видов четко выделяются приросты (элементарные побеги), которые отделены друг от друга почечными кольцами — участками побега с рубцами опавших почечных чешуй. В почечном кольце *L. angustifolia* насчитывается от 6 до 10 рубцов, у *L. communis* их меньше — от 4 до 6. Нижние метамеры элементарного побега, расположенные сразу над почечным кольцом, имеют относительно короткие междоузлия и чешуевидные или недоразвитые, мелкие, рано опадающие листья с тупой верхушкой и без пазушных почек. У *L. angustifolia* таких метамеров с недоразвитыми листьями не более 1—2, у *L. communis* их гораздо больше — до 7. Выше по побегу над чешуевидными и недоразвитыми листьями располагаются нормально развитые листья, имеющие у обоих видов пластинки с заостренной верхушкой, а в пазухах — серии пазушных почек. У *L. angustifolia* в пазухе может находиться до 5—6 почек, у *L. communis* — не более 3. Серии почек развиваются обычно на метамерах средней части побега и располагаются в пазухах между стеблем

и черешком листа одна за другой по одной линии. Самая крупная почка серии с наибольшей емкостью располагается ближе к стеблю, самая мелкая — ближе к черешку листа. У *L. angustifolia* в пазухе листа может находиться сразу 5 почек, 3 из них сериальные, а 2 развиваются в пазухах 2 самых нижних чешуй самой крупной 1-й почки серии, расположенной ближе к стеблю. Почки в пазухах чешуй формируются всегда как генеративные, растут быстро и часто становятся больше материнской почки, которая всегда остается вегетативной. Используя терминологию, предложенную для описания структуры тропических деревьев (Halle et al., 1978), пазушные почки, возникшие в пазухе листа, можно назвать первичными, а пазушные почки, возникшие в пазухах чешуй этих первичных почек, — вторичными. Таким образом, в пазухе листа *L. angustifolia* одновременно развиваются и первичные, и вторичные почки. Из вторичных почек никогда не образуются зрелые вегетативные почки. Они развиваются как генеративные либо отмирают, не достигнув зрелости. Первичные пазушные почки могут быть как вегетативными, так и генеративными. Все почки одной серии могут быть вегетативными или генеративными либо одна генеративной, другая вегетативной. 3-я почка серии чаще всего мелкая и недоразвитая. В самых нижних и самых верхних узлах побега первичные пазушные почки чаще всего бывают вегетативными. У *L. communis* (в отличие от *L. angustifolia*) все генеративные почки первичные; вторичные почки у этого вида вообще не образуются, так как нижние почечные чешуи всегда без пазушных почек. В нижних узлах побега *L. communis* 1-я почка серии, расположенная ближе к стеблю, обычно бывает генеративной, 2-я — вегетативной, в верхних же узлах, наоборот, 1-я почка вегетативная, 2-я — генеративная.

Для обоих исследованных видов характерно опадение верхушек вегетативных побегов (при завершении роста побега 2—3 его самых верхних недоразвившихся метамера засыхают и опадают). В англоязычной ботанической литературе это явление получило название abortion of shoot tips — прекращение роста верхушек побегов (Millington, 1963; Kozlowski, 1971). В результате опадения верхушки побега верхушечная почка не формируется, и удлинение оси побега на следующий год происходит из верхней пазушной почки, которая выполняет функцию верхушечной. Таким образом, нарастание побегов у обоих видов происходит симподиально. Маленький рубец от опавшей верхушки находится на стебле у основания ложноверхушечной почки со стороны, противоположной положению кроющего листа.

У *L. angustifolia* верхушки всех вегетативных побегов опадают. У *L. communis* почти половина побегов, как правило, более крупных, сохраняет верхушку и формирует покоящуюся верхушечную почку. Иногда верхушечная почка оказывается меньшего размера, чем верхняя пазушная почка, и как бы отодвигается ею в сторону (см. рисунок, *А*). Но часто она бывает нормально развитой и крупной. У таких моноподиально нарастающих побегов *L. communis*, продолжающих свой рост из верхушечной почки, почечные кольца характеризуются большей шириной, у них насчитывается больше рубцов от чешуй, чем у побегов с симподиальным нарастанием, продолжающим свою ось из ложноверхушечной почки. В почечном кольце у последних никогда не наблюдается почек, в то время как у побегов, выросших из верхушечных почек, в почечном кольце часто развиваются пазушные почки, которые могут быть как вегетативными, так и генеративными (см. рисунок, *Б*). У интенсивно растущих побегов формирования, характеризующихся силлептическим ветвлением, верхушки главного и боковых силлептических побегов опадают одновременно. Обычно это наблюдается при окончании роста этих побегов осенью.

Исследованные виды различаются длительностью периодов роста побегов. У *L. angustifolia* весной почки развертываются на всех побегах, и новые побеги растут с апреля по октябрь; у *L. communis* побеги растут с апреля по декабрь,



Нижняя часть элементарного побега линдеры обыкновенной с почечным кольцом.

А — побег, выросший из пазушной (ложноверхушечной) почки; *Б* — побег, выросший из верхушечной почки. *1* — рубцы почечных чешуй; *2* — верхняя пазушная почка предшествующего прироста; *3* — истинная верхушечная почка предшествующего прироста побега; *4* — черешок верхнего листа предшествующего прироста побега.

и весеннее распускание почек наблюдается не на всех побегах: примерно у одной трети побегов почки остаются покоящимися и пробуждаются в более поздний период текущего сезона или только на следующий год. Такое явление наблюдается в Батумском ботаническом саду и у других вечнозеленых деревьев — *Quercus acuta* Thunb. (Михалевская, 1986) и *Magnolia grandiflora* L. (Михалевская, Овчинникова, 1989; Михалевская, Либацкая, 1991).

Рост побегов обоих видов линдеры носит ритмический характер. *L. angustifolia* имеет два периода роста побегов — в апреле—мае и в августе—сентябре, а *L. communis* — три — в апреле—мае, в июле и в сентябре—декабре. Побеги формирования растут длительное время без остановок, но и у них периодически наблюдается замедление роста, которое приводит к появлению на побеге участков с менее длинными междоузлиями и мелкими или даже чешуевидными листьями, чередующихся с участками, имеющими длинные междоузлия и крупные листья. Это отражает чередование периодов замедления и ускорения роста побега в течение сезона.

В структуре и динамике развития почек оба вида имеют много общего. Почки их защищены почечными чешуями. У линдеры, как и у всех лавровых, нет прилистников, которые у многих видов выполняют роль почечных чешуй. Поэтому почечные чешуи у этого растения развиваются из целого листового примордия. Вегетативные и генеративные почки легко различаются по форме: первые вытянутые и заостренные, вторые широкие и округлые. В вегетативных почках под чешуями находятся зачатки листьев, которые можно отличить от чешуй только на поздних стадиях развития почки. Чешуи имеют округлую верхушку и широкое основание, а зачатки листьев — заостренную верхушку, зауженное основание и выпуклые жилки. Между чешуями и зачатками листьев наблюдается непрерывный ряд переходных форм. В зрелых вегетативных почках сумма чешуй и зачатков листьев (емкость почки) может достигать 21—23. Емкость зрелых вегетативных почек у обоих видов почти одинакова, только у *L. angustifolia* она на 1—2 метамера меньше, чем у *L. communis*.

В вегетативных почках *L. angustifolia* в пазухах 2 самых нижних чешуй имеются примордии пазушных почек, у 3-й и следующих вышерасположенных чешуй их уже нет. Из этих пазушных примордиев развиваются вторичные генеративные почки, вегетативные почки из них никогда не образуются. Наличие примордиев у нижней пары чешуй характерно для всех вегетативных почек *L. angustifolia*, за исключением самых верхних почек побега, которые

становятся ложноверхушечными, а также мелких 2-й и 3-й сериальных почек. У почек *L. communis* в отличие от *L. angustifolia* примордии пазушных почек у нижних чешуй не образуются и вторичные генеративные почки не развиваются. Примордии почек в пазухах нижних чешуй имеют только верхушечные почки *L. communis*, если они формируются. Из этих примордиев в следующем сезоне образуются обычные первичные пазушные почки, входящие после развертывания материнской почки в зону почечного кольца нового побега.

Появление примордиев пазушных почек у всех остальных чешуй и зачатков листьев в почках обоих исследованных видов приурочено к более поздним этапам развития почек и происходит накануне их весеннего распускания. Тогда пазушные примордии появляются сначала у средних, наиболее быстро растущих метамеров почки, а потом у нижних и верхних метамеров. В это же время и апикальная меристема побега возобновляет свою активность после зимнего покоя и начинает закладывать новые бугорки, из которых формируются листовые примордии. В результате этого емкость вегетативных почек перед распусканием увеличивается на 2—3 метамера. Примордии пазушных почек в период распускания материнской почки развиваются быстро, на их апексе закладываются примордии чешуй. К середине мая после распускания материнской почки во время роста молодого побега его наиболее крупные пазушные почки имеют уже по 5—8 зачатков чешуй. У *L. angustifolia* в пазухах 2 нижних из них имеются примордии почек, дающие начало вторичным генеративным почкам.

Накопление емкости почек особенно быстро происходило в течение июня—июля и достигло у обоих видов к 18 июля величины 12—14, затем несколько замедлилось в августе и вновь ускорилось в сентябре, к началу ноября достигло величины 19—23. В период с ноября по март включительно в вегетативных почках не наблюдалось увеличения емкости. В этот период вегетативная апикальная меристема у обоих видов находилась в состоянии покоя.

В серии пазушных почек, находящихся в пазухе одного листа, наибольшая емкость всегда была у 1-й почки, расположенной ближе к стеблю; 2-я почка отставала от нее на 4—6 метамеров и более. Разница в их возрасте составляла примерно 5 пластохронов, так как 1-я почка серии появлялась в пазухе 4-го зачатка листа, если считать от конуса нарастания, а 2-я почка серии появлялась на 5 метамеров ниже — в пазухе 9-го зачатка листа. В пределах побега наибольшей емкостью характеризовались пазушные почки верхней половины побега, наименьшей — в нижних узлах. Однако часто и самые верхние почки, развивающиеся в пазухах мелких недоразвитых листьев, также имели малую емкость.

Генеративные почки начинают свое развитие так же, как и вегетативные. У *L. communis* вначале их невозможно отличить от вегетативных, так как у тех и других нижние чешуи не имеют примордиев пазушных почек. У *L. angustifolia* вегетативные почки уже на ранних этапах можно отличить от генеративных по наличию в пазухах 2 их нижних чешуй примордиев, развивающихся во вторичные генеративные почки. У генеративных почек, как первичных, так и вторичных, таких примордиев не бывает.

Зрелые генеративные почки состоят из чешуй и зачатков цветков, верхушечного и пазушных, расположенных в пазухах верхних чешуй. У нижних чешуй пазушных почек нет. Впервые зачатки цветков были обнаружены у *L. angustifolia* 20 августа, а у *L. communis* — 2 октября. В эти сроки были заложены примордии листочков околоцветника и тычинок. Зачаток верхушечного цветка появлялся в почке первым и был обычно немного крупнее других. В середине декабря в зачатках цветков у обоих видов уже имелись и зачатки пестиков.

Анализ количественных характеристик почек и элементарных побегов (см. таблицу) показывает, что емкость вегетативных почек у обоих видов гораздо

Количественные характеристики почек и элементарных побегов

Характеристика	L. communis		L. angustifolia	
	n	$\bar{X} \pm \sigma_{\bar{X}}$	n	$\bar{X} \pm \sigma_{\bar{X}}$
Емкость зрелой вегетативной почки	30	19.4 ± 0.3	15	18.0 ± 0.5
Число стерильных чешуй в генеративной почке	32	8.06 ± 0.3	25	4.24 ± 0.09
Число зачатков цветков в генеративной почке	32	7.42 ± 0.2	25	5.2 ± 0.11
Число метамеров в элементарном побеге:				
с опавшей верхушкой	15	15.0 ± 0.8	22	9.8 ± 0.5
с верхушечной почкой	15	15.7 ± 1.0	Нет таких побегов	
Число листьев срединной формации у побега:				
с опавшей верхушкой	15	8.7 ± 0.7	23	9.0 ± 0.5
с верхушечной почкой	15	9.7 ± 0.7	Нет таких побегов	
Число листьев низовой формации у побега:				
с опавшей верхушкой	15	6.3 ± 0.3	23	0.83 ± 0.12
с верхушечной почкой	15	5.9 ± 0.6	Нет таких побегов	
Длина побега, мм:				
с опавшей верхушкой	15	109.5 ± 14.4	22	134.5 ± 10.3
с верхушечной почкой	15	119.1 ± 13.0	Нет таких побегов	

Примечание. n — число исследованных почек и побегов; $\bar{X}\pm\sigma_{\bar{X}}$ — средняя величина и ее ошибка.

больше числа метамеров в их вегетативных побегах. Из этого можно заключить, что развитие их побегов происходит путем преформации, а не неоформации. В их почках закладываются все метамеры будущего побега. Часть этих метамеров формирует почечное кольцо, другая часть теряется с опадающей верхушкой, а остальные остаются в составе выросшего побега. Поэтому среднее число метамеров оказывается меньше, чем в почке. Заметного добавления новых метамеров, закладывающихся во время роста побега (неоформации), вероятно, не происходит.

Сравнение характеристик, приведенных в таблице, свидетельствует также о том, что побеги и почки у *L. communis* слагаются бо́льшим числом метамеров, чем у *L. angustifolia.* У первого вида примерно в 1.5 раза больше метамеров побега, больше емкость вегетативной почки, больше чешуй и зачатков цветков в генеративной почке, чем у второго. Однако это не приводит к увеличению длины побега и числа ассимилирующих листьев на нем. Число листьев на элементарном побеге *L. communis* примерно такое же, как и у *L. angustifolia*, а длина побега даже немного меньше. Это объясняется тем, что в общем количестве метамеров побега доля метамеров с чешуевидными и недоразвитыми листьями у *L. communis* значительно больше (около 40%), чем у *L. angustifolia* (8%). В генеративных почках *L. communis* число зачатков цветков меньше, чем число стерильных чешуй, не имеющих цветков в пазухах (7.42 и 8.06 соответственно), в то время как у *L. angustifolia* это соотношение обратное — зачатков цветков больше, чем стерильных чешуй (5.2 и 4.2 соответственно). Приведенное сравнение позволяет заключить, что образование метамеров в побегах *L. angustifolia* происходит более экономно, с большей отдачей для обеспечения продуктивности растения, потому что доля «непроизводительных» метамеров без ассимилирующих листьев меньше, чем у *L. communis.* Можно предположить, что такие особенности *L. angustifolia* связаны с листопадностью этого вида, так как ежегодная потеря всего ассимилирующего аппарата растения обусловливает необходимость более экономного расходования ресурсов при ежегодном его возобновлении. Кроме того, листопадность *L. angustifolia* приводит к сокращению длительности периода ее вегетации, что вызывает сокращение числа метамеров в побегах. Аналогичная зависимость была выявлена И. Г. Серебряковым на особях одного и того же вида или близких

видов, произрастающих в областях с различной длительностью вегетационного периода. Так, число листьев до первого цветка на побегах растений из Подмосковья было всегда больше, чем на побегах тех же видов растений (*Solidago virga aurea* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. и др.)) в Хибинах (Серебряков, 1948).

Еще одной особенностью, по которой исследованные виды различаются между собой, является способность к абортации верхушки побега при окончании его роста. У *L. angustifolia* верхушки опадают у всех побегов, у *L. communis* — не у всех, так как почти половина побегов сохраняет верхушки и формирует верхушечные почки. Сравнение характеристик побегов с опавшей верхушкой и сохранившей ее (см. таблицу) свидетельствует о том, что верхушку сохраняют побеги с более интенсивным ростом, имеющие больше метамеров и зеленых листьев. Целый ряд древесных видов характеризуется абортацией верхушек побегов и их симподиальным нарастанием. Однако до сих пор физиологические причины этого явления остаются неизвестными (Kozlowski, 1971; Крамер, Козловский, 1983). Серебряков (1952) связывает это явление с коррелятивными отношениями между апикальной меристемой и растущими листьями побега. Для видов рода *Ulmus*, наиболее полно изученного в этом отношении, показано, что время опадения верхушек может быть разным у побегов одного и того же дерева: у мощных побегов они опадают позже, чем у слабых. У молодых деревьев оно также происходит позже, чем у старых (Millington, 1963). Исследования развития проростков ряда видов вяза, проведенные И. А. Грудзинской (1974), показали, что в течение первых 2 лет жизни их побеги сохраняют верхушку и растут моноподиально, а затем на 2—3-м году жизни у них начинают опадать верхушки побегов и они переходят к симподиальному нарастанию. Для *Tilia cordata* Mill. установлено, что условия питания и водоснабжения растений влияют на сроки опадения верхушек. У саженцев короткий день или недостаточное водоснабжение ускоряет начало их опадения (Pigott, 1984). В научной литературе не упоминается случаев, когда опадение верхушек наблюдалось бы лишь у части побегов дерева, а другая часть их формировала бы верхушечные почки. Вид *Lindera communis* в этом отношении является уникальным.

Итак, при значительном сходстве особенностей структуры и развития побегов и почек у 2 видов линдеры (одинаковой морфологической структуре почек и генеративных побегов, преформации в развитии побегов, ритмичности в их росте, симподиальности нарастания, обусловленной опадением верхушек побегов) имеются и существенные различия, связанные с листопадностью или вечнозеленостью. Вечнозеленость *L. communis* коррелирует с очень растянутым периодом роста побегов, среди которых примерно на одной трети весной не распускаются почки, более медленными темпами развития почек и большей долей метамеров без ассимилирующих листьев в общем числе метамеров побега. Листопадность *L. angustifolia*, наоборот, коррелирует с меньшей длительностью периода роста побегов, с обязательностью весеннего распускания почек на всех побегах, с более ускоренными темпами развития почек и с меньшей долей непроизводительных метамеров, лишенных ассимилирующих листьев, в общем числе метамеров побега. Эти особенности должны компенсировать *L. angustifolia* сокращение периода фотосинтетической активности, обусловленное ее безлистностью в зимний период.

Особого внимания заслуживает способность к абортации верхушек побегов у обоих видов, чем они выделяются в сем. *Lauraceae*, бóльшая часть представителей которого характеризуется моноподиальным нарастанием побегов. Особенно интересна в этом отношении линдера обыкновенная, у которой абортация верхушек наблюдается примерно у половины побегов дерева, а у другой половины формируется верхушечная почка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брегвадзе М. А. Физиологические особенности перезимовки некоторых интродуцированных видов семейства лавровых на Черноморском побережье Аджарии: Дис. ... канд. биол. наук. Батуми, 1979. 215 с.

Грудзинская И. А. О гетеробластном развитии *Ulmus* // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 8. С. 1160—1171.

Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 462 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.

Михалевская О. Б. Внутрипочечное развитие побега дуба острого // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 93—101.

Михалевская О. Б., Овчинникова М. С. Развитие почек и побегов у магнолии крупноцветковой в Аджарии // Бюл. ГБС. 1989. Вып. 154. С. 61—68.

Михалевская О. Б., Либацкая Т. Е. Сравнительная характеристика вечнозеленого и листопадных видов магнолии // Бюл. ГБС. 1991. Вып. 161. С. 53—58.

Пилипенко Ф. С. Иноземные деревья и кустарники на Черноморском побережье Кавказа. Л., 1978. 276 с.

Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53. Вып. 2. С. 49—66.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Холявко В. С., Глоба-Михайленко Д. А. Ценные древесные породы Черноморского побережья. М., 1976. 140 с.

Halle F., Oldemann R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin—Heidelberg—N. Y., 1978. 441 p.

Kozlowski T. T. Growth and development of trees. Vol. 1. N. Y.—London, 1971. 443 p.

Millington W. F. Shoot tip abortion in *Ulmus americana* // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 4. P. 371—378.

Pigott C. D. Effect of photoperiod and water supply on apical abscission of long-shoots of *Tilia cordata* Mill. // New Phytol. 1984. Vol. 97. P. 575—581.

Tsui Hung-pin. A study on the system of *Lindera* // Acta Phytotax. Sinica. 1987. Vol. 25. N 3. P. 161—171.

Московский педагогический
государственный университет

Получено 22 XI 1993

SUMMARY

The comparison of the development of shoots and buds in deciduous species *Lindera angustifolia* and evergreen *L. communis* is made. Both species are growing in the similiar conditions on the shore of Black sea in Georgia. Evergreen *L. communis* differs from deciduous *L. angustifolia* by longer period of shoot growth, the spring breaking of buds only in 70% of shoots, lower rate of bud development, the greater part of metamers with scalelike leaves in the whole amount of shoot metamers, and abortion of shoot tips only in a part of shoots in tree crown.

УДК 581.47 : 582.734

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

В. М. Триль, Н. В. Москалюк

МОРФОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПЛОДОВ ВИДОВ *COMARUM PALUSTRE* И *C. SALESOVIANUM* (*ROSACEAE*)

V. M. TRIL, N. V. MOSKALYUK. MORPHOLOGICAL AND BIOLOGICAL STUDY OF FRUITS IN *COMARUM PALUSTRE* AND *C. SALESOVIANUM* (*ROSACEAE*)

Изучены морфологическая структура и биологические особенности плодов у 2 видов рода *Comarum* — *C. palustre* и *C. salesovianum*. В результате сравнительного анализа выявлены их четкие морфолого-биологические различия, исторически сложившиеся в зависимости от экологических условий произрастания.

Род *Comarum* L. описан К. Линнеем в 1778 г. В монографии Th. Wolf (1908) он представлен в числе видов рода *Potentilla* L. в группе *Palustres*. Во «Флоре СССР» С. В. Юзепчук (1941), обрабатывая род *Potentilla*, вновь выделил самостоятельный род *Comarum* с 2 видами — сабельником болотным *C. palustre* L. и сабельником Залесова *C. salesovianum* (Steph.) Aschers. et Graebn. При этом он указывал, что последний отнесен к этому роду с большой натяжкой и лучше его рассматривать в качестве представителя особого монотипного рода, что и было впоследствии сделано чехословацкими учеными J. Chrtek и J. Sojak (1984), выделившими *C. salesovianum* в отдельный род *Farinopsis* с видом *F. salesoviana* (Steph.) Chrtek et Sojak.

По морфологии и жизненным формам эти виды резко различаются. *C. palustre* — длиннокорневищный полукустарничек с длинными подземными ветвящимися деревенеющими стеблями, укореняющимися в узлах. Надземные (отмирающие зимой) ветви приподнимающиеся, прямые. Возобновление побегов симподиальное. Главный корень проростка развивается незначительно и в дальнейшем отмирает (Irmisch, 1861, цит. по: Голубев, 1965). В почках возобновления полностью формируется лишь вегетативная часть будущего года (Серебряков, 1962; Юдина, Максимова, 1985). Листья длинночерешчатые, нижние непарноперистые, с 2 (3) парами боковых листочков, верхние стеблевые тройчатые. Соцветие рыхлое, немногоцветковое, облиственное. Лепестки мелкие, короче чашелистиков, яйцевидно-ланцетовидные, темно-пурпуровые (рис. 1, *а*).

C. salesovianum является типичным стержнекорневым полукустарником (Голубев, 1965) высотой 0.3—1 м, с толстым деревенистым у основания стволом, покрытым коричневой отслаивающейся корой. Образует ежегодно цветущие, прямостоящие побеги, осенью отмирающие, за исключением деревенеющего основания. Листья короткочерешчатые, непарноперистые, с 3—4 парами боковых листочков, самые верхние тройчатые или простые. Соцветие рыхлое, цветки на коротких цветоножках, 3—3.5 см в диам. Лепестки крупные, обратнояйцевидные, закругленные на конце, немного длиннее наружных чашелистиков, белые, иногда с розовым оттенком (рис. 1, *б*).

Ареалы и экологическая приуроченность этих 2 видов также не совпадают (Юзепчук, 1941). Ареал *C. palustre* охватывает всю Голарктику, за исключением некоторых районов Центральной Азии (рис. 2, *а*). Он обитает в тундре, на болотах и заболоченных лугах, в заболоченных лесах, по берегам рек и озер. Часто образует обширные заросли.

C. salesovianum распространен в горах Центральной Азии (рис. 2, *б*). Он занимает каменистые и щебнистые склоны гор, галечниковые поймы рек, морены. Встречается небольшими зарослями.

Морфологические и экологические различия этих 2 систематически близких и в то же время резко разнотипных видов, описанные в природе, проявляются затем и при интродукции. Одна из биологических основ успешного введения

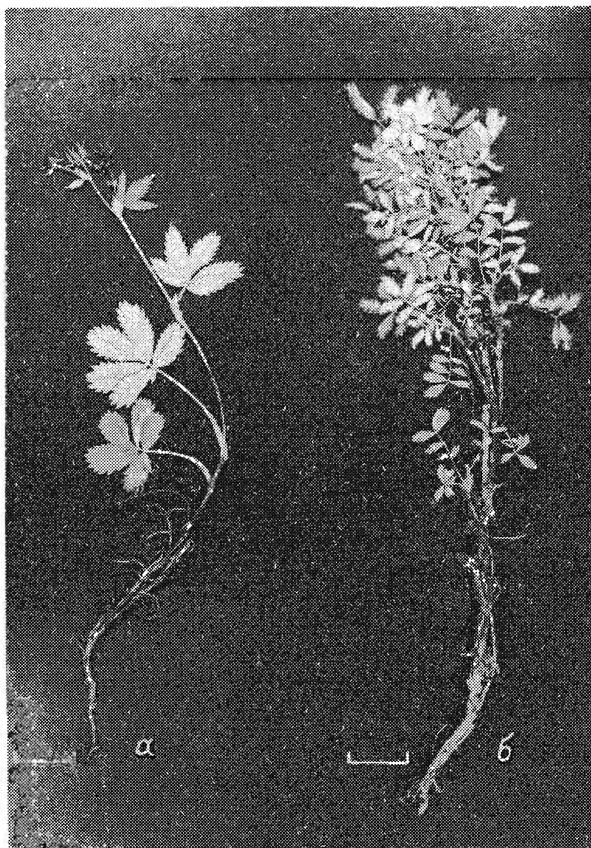


Рис. 1. Внешний вид *Comarum palustre* (*а*) и *C. salesovianum* (*б*).

в культуру — изучение биоморфологии исходного посевного материала. Сведения же по морфологии и биологии плодов изучаемых видов неполные и разрозненные (Артюшенко, Федоров, 1986; Левина, 1987; Триль, 1989). В настоящей работе наиболее подробно изучены морфологическая структура плодов у видов рода *Comarum*, как наиболее консервативная в процессе эволюции, их биология (тип покоя и связанные с ним способы проращивания, всхожесть и энергия прорастания); сделан сравнительный анализ плодов в роде *Comarum*.

Материал и методика

Семенной материал взят в Горном Алтае из двух ценопопуляций *C. palustre* (Абайское осушаемое болото, 900 м над ур. м.; Семинское болото переходного типа на Семинском перевале, 1800 м над ур. м.) и из двух ценопопуляций *C. salesovianum* (южный щебнистый макросклон Курайского хр., 2000 м над ур. м.; западный склон Чихачевского хр., галечниковая пойма ручья, 2100—2300 м над ур. м.).

Морфологическую структуру плодов изучали с помощью сканирующего микроскопа (СЭМ) фирмы HITACHI модели HHS-2R. Для этого плодики-орешки прикрепляли на кальку с помощью клея «Момент», монтировали на специальном предметном столике и напыляли в вакууме медью. Измерения проводили окуляр-микрометром на микроскопе МБС-1. Описания даны по

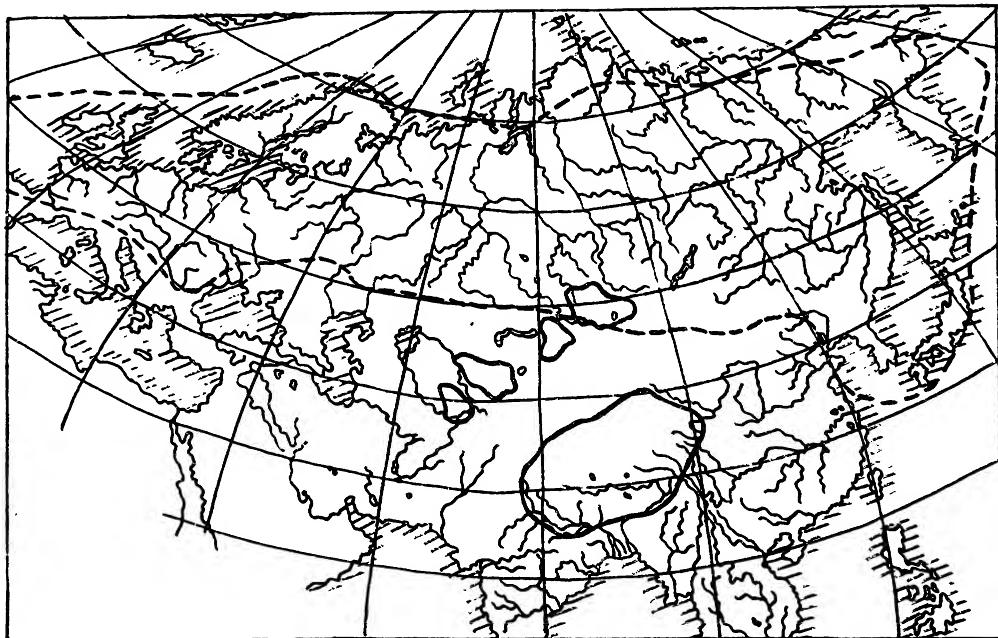


Рис. 2. Ареалы *Comarum palustre* (*а*) и *C. salesovianum* (*б*).

классификации Р. Е. Левиной (1987). Биологические особенности семенного материала определяли по методике М. К. Фирсовой (1969). Полученные данные обработаны по методикам Г. Ф. Лакина (1968) и Г. Н. Зайцева (1990).

Результаты исследования

У обоих видов рода *Comarum* плод — апокарпный многоорешек. Односемянные орешки с сухим нераскрывающимся околоплодником (Левина, 1987) располагаются на выпуклом цветоложе в большом количестве (165—209 у *C. palustre*, 49—79 у *C. salesovianum*) благодаря узкому основанию; по созревании отделяются; формируются из одного плодолистика. Такой тип является одним из наиболее примитивных (Тахтаджян, 1948). В то же время на прогрессивные черты указывает редуцированный эндосперм (Тахтаджян, 1954). Зародыш крупный (отношение длины зародыша к длине орешка: 62—78% у *C. palustre* и 80—96% у *C. salesovianum*), в его семядолях откладываются запасные вещества, что более доступно для прорастающего зародыша (табл. I).

Орешки у *C. palustre* мелкие (см. таблицу), к вершине суженные и слегка сжатые, к основанию округлые, на брюшной стороне слабовыпуклые (табл. II, *а*). Плодовый шов боковой, в нижней части его располагается продолговатый рубчиковый след. Орешки голые, блестящие, в зрелом состоянии темно-коричневого цвета. Масса 1000 шт. — от 215 до 487 мг. Поверхность бугристая (табл. II, *б*), что, возможно, способствует меньшему смачиванию и лучшему удержанию орешков на поверхности воды, когда при созревании они опадают и разносятся течением в разных направлениях. Бугорки почти по всей поверхности с многоугольным основанием, слабовыпуклые, у спинки почти плоские, к верхушке они мельче, более выпуклые и округлые (табл. II, *в, г*). На брюшной стороне и к рубчику поверхность ребристо-бугристая (табл. II, *д*).

Морфо-биологические характеристики орешков у *Comarum palustre* и *C. salesovianum*

Признаки	*C. palustre*			*C. salesovianum*		
	Абайское болото	Семинское болото	*t*	хр. Чихачева	хр. Курайский	*t*
	M ± *m*	*M* ± *m*		M ± *m*	M ± *m*	
Длина опушения, мм	Отсутствует	Отсутствует		2.32 ± 0.06	2.49 ± 0.05	2.2
Орешек:						
длина, мм	1.49 ± 0.02	1.40 ± 0.02	3.2	2.11 ± 0.03	2.18 ± 0.05	1.3
ширина, мм	1.24 ± 0.02	1.13 ± 0.03	3.0	1.28 ± 0.02	1.37 ± 0.02	3.2
толщина, мм	0.93 ± 0.02	0.87 ± 0.01	2.7	0.96 ± 0.02	0.99 ± 0.03	0.8
Длина зародыша, мм	1.09 ± 0.02	1.07 ± 0.02	0.7	1.85 ± 0.03	1.90 ± 0.03	1.2
Семядоли:						
длина, мм	1.04 ± 0.04	0.88 ± 0.01	4.0	1.39 ± 0.04	1.33 ± 0.04	1.0
ширина, мм	0.89 ± 0.04	0.83 ± 0.01	1.5	0.83 ± 0.03	1.01 ± 0.02	5.0
Диаметр корешка, мм	0.17 ± 0.01	0.17 ± 0.01	0.0	0.28 ± 0.01	0.29 ± 0.01	0.7
Масса 1000 шт., мг	366 ± 26	353 ± 12	0.4	974 ± 18	986 ± 34	0.3
Отношение длины зародыша к длине плодика, %	75.11 ± 2.41	73.20 ± 1.56	0.6	83.6 ± 1.9	82.0 ± 1.7	0.6
Всхожесть, %:						
чашки Петри, без обработки	0.0	0.0		80.3 ± 4.3	88.3 ± 2.7	1.5
теплица, грунт, без обработки	9.67 ± 1.67	13.33 ± 1.33	1.7	47.3 ± 2.0	35.3 ± 4.4	2.4
скарифицированные	5.00 ± 0.58	8.00 ± 0.58	3.6	Не подвергались		
после замачивания в гиббереловой кислоте	12.3 ± 2.85	35.00 ± 4.51	4.2	»		
стратифицированные	32.0 ± 2.65	60.67 ± 0.33	10.7	»		

Между околоплодником и семенной кожурой имеется ткань губчатого строения, 0.05—0.1 мм толщ. (табл. I, *а*), что также улучшает плавучесть семян. Семя покрыто тонкой коричневато-желтой семенной кожурой, которая легко отделяется препаровальной иглой. Семядоли округлые, выпуклые, желтовато-белые.

Орешки у *C. salesovianum* крупнее, чем у *C. palustre* (см. таблицу), чуть сдавленные с боков, к вершине суженные, на брюшной стороне прямые или слабовогнутые, длинноволосистые (табл. I, *б*; табл. III, *а, б*), сероватого цвета. Плодовый шов боковой, в его нижней части находится удлиненно-овальный рубчик (табл. III, *в*). Волоски многочисленные, прямые, без выростов (табл.III, *г*), от 2.26 до 2.54 мм дл. Весь орешек покрыт мучнистым налетом, который под микроскопом имеет вид бляшек чашеобразной формы (табл. III, *д, е*). Густая опушенность орешков и мучнистый налет, возможно, предохраняют их в высокогорьях от сильной инсоляции и промерзания в бесснежные зимы. Поверхность орешков бугристо-ребристая, бугорки и впадинки разнообразные по форме основания, высоте (глубине) и расположению (табл. III, *ж, з*). Масса 1000 шт. — от 974 до 986 мг. Семенная кожура тонкая, коричневато-желтая. Семядоли продолговатые, чуть выпуклые, желтовато-белого цвета, кончик корешка коричневатый.

Морфологические особенности орешков в роде *Comarum* тесно связаны и с их биологией. Семена *C. palustre* и *C. salesovianum* имеют хорошо развитый зародыш, но различная экологическая природа этих видов сказывается на поведении при прорастании. Для определения всхожести и типа покоя семян проведены опыты по проращиванию семян в различных условиях. Семена обоих видов проращивали после периода сухого хранения. Семена *C. salesovianum* проращивали двумя способами: 1) на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри при комнатной температуре 16—20 °C; 2) при посеве в грунт в теплице при 20—25 °C. Семена *C. palustre* с трудным прорастанием, поэтому их проращивали 5 способами: 1) на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри при комнатной температуре 16—20 °C; 2) при посеве в грунт в теплице при 20—25 °C без предварительной обработки; 3) при посеве в

грунт в теплице после скарификации (физическом повреждении плодовой оболочки); 4) при посеве в грунт в теплице после замачивания в течение 1 сут в гибберелловой кислоте (200 мг на 1 л воды); 5) при посеве в грунт в теплице после стратификации в течение 2 мес на прокаленном влажном песке при температуре 4 °С. Опыт проводили в трех повторностях, по 100 шт. в каждой повторности.

Семена *C. salesovianum* взошли при обоих способах проращивания. Всхожесть семян из обеих ценопопуляций в чашках Петри довольно высокая (80—88%), при посеве в грунт она снижается почти наполовину (см. таблицу). Семена *C. palustre* дали положительные результаты в случаях посева в грунт после стратификации и отчасти после обработки гибберелловой кислотой. Максимальная всхожесть отмечена при посеве после стратификации у семян ценопопуляции с Семинского болота (см. таблицу). У того и у другого видов, судя по всему, эндогенный тип покоя семян, согласно классификации Р. Е. Левиной (1981) и М. Г. Николаевой с соавт. (1985). Семенам *C. salesovianum* свойствен неглубокий тип физиологического покоя, в то время как семенам *C. palustre* — промежуточный тип морфологического покоя. Условия местообитания *C. palustre* сказались в некоторой степени на увеличении размеров орешков и семядолей и снижении всхожести семян на Абайском осушаемом болоте; у *C. salesovianum* чуть округлые орешки, шире семядоли у растений с Курайского хр. (критерий достоверности различий $t > 3$). В остальном по местообитаниям существенных различий не наблюдается. Между же видами по многим признакам $t > 3$.

Проанализировав полученные данные и опираясь на известные факты, можно сделать следующие предположения относительно происхождения структурных различий орешков в роде *Comarum*. Различная морфологическая структура орешков у видов рода *Comarum* свидетельствует об их систематической и экологической разнотипности. *C. palustre* является гигромезофитом, у него формируются голые орешки с плотным водонепроницаемым околоплодником и с толстым слоем губчатой ткани, который, с одной стороны, способствует плавучести орешков, с другой — препятствует быстрому прорастанию в постоянно влажной среде. *C. salesovianum*, напротив, является ксеромезофитом. У него формируются густоопушенные орешки с мучнистым налетом — верный признак произрастания в сухих местообитаниях с сильной инсоляцией, резкими перепадами суточных температур, с суровой бесснежной зимой. Различные морфологические и биологические особенности орешков у *C. palustre* и *C. salesovianum* свидетельствуют о том, что эти виды прошли неодинаковый путь приспособления к современным условиям существования. Наличие у семян *C. palustre* промежуточного типа физиологического покоя — наследственный признак, предохраняющий семена от прорастания в неблагоприятное для них время и, следовательно, предотвращающий гибель проростков. Стимулирующее влияние низких температур, действующих в естественных условиях на семена в течение зимы, обеспечивает их прорастание весной, когда проростки находятся в наилучших условиях для развития. Благодаря этому не происходит прорастания семян вслед за осыпанием, что вызвало бы гибель всходов. Семена *C. salesovianum* приспособлены к наиболее эффективному использованию весеннего запаса влаги в почве и питательных веществ семядолей. Необходимо также отметить внутривидовые различия между ценопопуляциями, проявляющиеся под влиянием изменившихся условий среды в настоящее время. Предполагается, что увеличение размеров орешка и семядолей и уменьшение всхожести у абайской популяции *C. palustre* связаны с осушением болота.

Заключение

Морфологические (наличие опушения, размеры, характер поверхности, наличие ткани губчатого строения) и биологические (состояние покоя, всхо-

жесть) особенности орешков отражают различную приспособленность видов рода *Comarum* к размножению в исторически сложившихся экологических условиях.

Семена *C. salesovianum* имеют высокую лабораторную всхожесть и не требуют специальных условий для проращивания; в культуре этот вид можно размножать семенами при посеве ранней весной. Семена *C. palustre* прорастают после длительной стратификации или после обработки гибберелловой кислотой; в культуре наряду с вегетативным возможно семенное размножение при посеве под зиму.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л., 1986. 392 с.

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 287 с.

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 296 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1968. 284 с.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М., 1981. 96 с.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

Некрасов В. И., Князева О. М. Полиморфность семян древесных интродуцентов // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск, 1971. С. 84—95.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию семян. Л., 1985. 348 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 300 с.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 214 с.

Триль В. М. Экотипическая изменчивость морфологических признаков плодов некоторых розоцветных // Теоретическая и прикладная карпология. Тез. докл. Всесоюз. конф. Кишинев, 1989. С. 225.

Фирсова М. К. Семенной контроль. М., 1969. 295 с.

Юдина В. Ф., Максимова Т. А. Сезонный ритм развития растительности евтрофно-мезотрофной болотной фации в Южной Карелии // Сезонная ритмика биоценозов. М., 1985. С. 20—22.

Юзепчук С. В. *Rosaceae* Juss. // Флора СССР. М.—Л., 1941. Т. 10. С. 68—73.

Chrtek J., Sojak J. *Farinopsis*, novy rod celedi *Rosaceae* // Praha: Casopis Narodniho musea. 1984. Vol. 153. N 10. S. 10.

Wolf Th. Monographie der Gattung *Potentilla* // Bibl. Bot. 1908. H. 71. S. 1—700.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 11 IV 1994

SUMMARY

The morphological structure and biological characteristics of fruits *Comarum* in *C. palustre* and *C. salesovianum* have been studied. Comparative analysis has displayed the presence of the distinct systematically and ecologically related fruit types and different adaptability of these species to the reproduction.

УДК 581.9(282.251.1) : 582.251 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

Ю. В. Науменко

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЭВГЛЕНОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ФИТОПЛАНКТОНА РЕКИ ОБИ

Yu. V. NAUMENKO. THE SPECIES COMPOSITION OF *EUGLENOPHYTA* OF THE PHYTOPLANKTON IN THE OB RIVER

Для р. Оби приведено 46 видов, разновидностей и форм эвгленовых водорослей. Указано распространение *Euglenophyta* по участкам реки. Впервые для русла р. Оби приводится 7 таксонов.

Сведения о представителях *Euglenophyta* в фитопланктоне р. Оби разбросаны по многочисленным (свыше 60) источникам. Наибольшего внимания заслуживают две обобщающие работы — М. С. Куксн с соавт. (1972) и Т. А. Сафоновой (1987).

Материалом для настоящего исследования послужили сборы автора, проведенные в 1979—1989 гг. на участках Верхней, Средней и Нижней Оби как стационарно, так и маршрутно на 20 гидробиологических створах. Пробы фитопланктона отбирали из поверхностного слоя воды в основном русле реки, одновременно измеряли температуру, прозрачность и активную реакцию воды по калориметрической шкале pH. Определение водорослей проводили с помощью светового микроскопа «Amplival» Karl Zeiss Jena.

Для русла Оби в литературных данных приводилось 37 видов, разновидностей и форм эвгленовых водорослей (см. таблицу), среди которых по количеству таксонов выделяется род *Trachelomonas* Ehr.

За период наших исследований в фитопланктоне реки обнаружено 29 таксонов эвгленовых в ранге ниже рода. По таксономическому разнообразию эвгленовые в фитопланктоне Оби занимают 4-е место, уступая диатомовым, зеленым и синезеленым водорослям. На каждом из створов состав эвгленовых насчитывает от 1 до 8 видов, среднее число видов на створе — 3. Появление эвгленовых водорослей в Оби, как правило, приурочено ко 2-й декаде июня (при температуре 13.8—15.0 °С). Исключение составляли 1988 и 1989 гг., когда эвгленовые водоросли были обнаружены в 1-й декаде июня. Чаще всего первыми появлялись *Trachelomonas volvocina, T. planctonica.* Максимум развития эвгленовых в основном приходится на август, но численность их невысока и не превышает 1% от всей численности фитопланктона. Выпадение эвгленовых из планктона происходило в основном в 1-й декаде октября (при температуре 7.3—9.4 °С); только в 1980 г. у с. Белогорье *T. volvocina* был встречен в конце октября. Температурный интервал, при котором вегетировали эвгленовые водоросли, лежит в пределах 7.3—24.0 °С, диапазон pH — от 6.77 до 7.58, прозрачность воды — от 35 до 114 см.

В настоящее время, согласно литературным данным и нашим наблюдениям, в планктоне Оби отдел *Euglenophyta* представлен 46 таксонами в ранге ниже рода, относящимися к 7 родам, 3 семействам и 2 порядкам. Наиболее разнообразны сем. *Euglenaceae* (44 таксона) и в нем роды: *Trachelomonas* (25 таксонов рангом ниже рода), *Euglena* Ehr. (7), *Phacus* Duj. (6) и *Strombomonas* Defl. (5). Из этих родов к характерным обитателям толщи воды Оби относятся следующие виды: *Trachelomonas hispida, T. planctonica, T. volvocina, Strombomonas acuminata, Euglena acus.* Сем. *Colaciaceae* представлено 1 видом, так же как и сем. *Petalomonadaceae.*

Для выявления закономерностей распределения эвгленовых в Оби проведен анализ видового состава ее участков (Верхняя Обь, Новосибирское водохранилище, Средняя, Нижняя Обь и Обская губа).

Видовой состав эвгленовых водорослей фитопланктона Оби
(по литературным и оригинальным данным)

Виды	Верхняя Обь	Новосибирское водохранилище	Средняя Обь	Нижняя Обь	Обская губа
Trachelomonas armata (Ehr.) Stein	—	—	+	—	—
T. cervicula Stokes emend. Swir.	—	+	—	—	—
T. cylindrica Ehr. sec. Playf.	—	—	+	—	—
T. granulata Swir.	—	+	+	+	—
T. granulosa Playf.	—	—	+	—	—
T. hispida (Perty) Stein emend. Defl. var. *hispida*	+	+	+	+	+
T. hispida var. *spinulosa* Skv.	—	—	+	—	—
T. hispida var. *volicensis* Drez.	—	—	+	—	—
T. intermedia Dang.	+	+	+	+	+
T. lacustris var. *ovalis* Drez.	—	—	—	+	—
T. nigra Swir.	—	—	—	+	+
T. oblonga Lemm.	—	—	+	+	—
T. patellifera Popova	+	+	+	+	+
T. pavlovskoënsis (V. Poljan.) Popova	—	—	+	+	—
T. planctonica Swir. f. *planctonica*	+	+	+	+	+
T. planctonica f. *oblonga* (Drez.) Popova	—	+	+	—	—
T. scabra Playf.	—	+	—	—	—
T. sibirica (Skv.) Popova	—	—	+	—	—
T. silvatica Swir.	—	+	—	—	—
T. similis Stokes	—	—	—	+	—
T. superba Swir. emend. Defl.	+	—	—	+	—
T. verrucosa Stokes	—	—	—	+	+
T. volvocina Ehr. var. *volvocina*	+	+	+	+	+
T. volvocina var. *punctata* Playf.	—	—	+	—	—
T. volvocinopsis Swir.	—	—	+	+	+
Strombomonas acuminata (Schmarda) Defl.	—	+	+	+	+
S. fluviatilis (Lemm.) Defl.	—	+	+	+	—
S. planctonica (Wolosz.) Popova	—	—	+	—	—
S. schauinslandii (Lemm.) Defl.	—	—	+	+	—
S. tambowika (Swir.) Defl.	—	—	+	+	—
Euglena acus Ehr.	—	+	+	+	—
E. bucharica I. Kissel.	—	—	+	+	—
E. limnophila var. *swirenkoi* (Arnoldi) Popova	—	—	+	—	—
E. oxyuris Schmarda	+	+	—	—	—
E. tripteris (Duj.) Klebs	—	—	+	+	—
E. variabilis Klebs	+	—	—	—	—
E. viridis Ehr.	—	—	+	—	—
Monomorphina pyrum (Ehr.) Mereschk.	—	+	+	—	—
Phacus caudatus Hübner	—	+	+	—	—
P. curvicauda Swir.	—	+	+	+	—
P. longicauda (Ehr.) Duj.	—	+	+	+	—
P. orbicularis Hübner	—	—	+	+	—
P. parvulus Klebs	—	—	—	+	—
P. pleuronectes var. *prunoideus* (Roll) Popova	—	+	—	—	—
Colacium vesiculosum f. *cyclopicola* (Gicklh.) Popova	—	+	—	—	—
Petalomonas mira var. *bicarinata* Skuja	—	+	—	—	—

Примечание. «+» — вид присутствует, «—» — вид отсутствует.

Верхняя Обь — от слияния рек Бии и Катуни до устья р. Томи. Здесь выявлено 8 видов эвгленовых водорослей, относящихся к 2 родам и 1 семейству. Незначительное число видов объясняется неблагоприятными условиями для их вегетации (высокие скорости течения, повышенная мутность, постоянные перепады уровня воды).

Новосибирское водохранилище находится в верхнем течении Оби. В толще воды насчитывается 21 видовой и внутривидовой таксон представителей *Euglenophyta*, относящихся к 7 родам и 3 семействам. Род

Trachelomonas здесь представлен 10 видами, разновидностями и формами. Самое значительное родовое разнообразие по всей реке мы объясняем благоприятными условиями для их вегетации.

Средняя Обь — от устья р. Томи до устья р. Иртыш. Здесь было отмечено наибольшее разнообразие эвгленовых водорослей — 32 видовых и внутривидовых таксона, принадлежащих к 5 родам и 1 семейству. Следует отметить, что именно на этом участке реки род *Trachelomonas* был представлен 17 видами, разновидностями и формами. Больше всего видов эвгленовых за период исследования отмечали у г. Сургута.

Нижняя Обь — от устья р. Иртыш до о-ва Бол. Яры. В фитопланктоне выявлено 25 видов, разновидностей и форм водорослей исследуемого отдела, относящихся к 4 родам и 1 семейству. Род *Trachelomonas* также занимал ведущее место (14 таксонов рангом ниже рода).

Обская губа — от о-ва Бол. Яры до линии мыс Дровяной—мыс Тарасоль. Обнаружено 9 видов: *Trachelomonas* — 8, *Strombomonas* — 1. Почти все виды эвгленовых найдены в южной части губы. В северной части губы соленость достигает 15.8‰ (Киселев, 1970). Из литературы известно, что к солености воды устойчивы представители родов *Euglena* и *Eutreptia* Perty (Асаул-Ветрова, 1978).

Общими для всех участков Оби являются только 5 видов — *Trachelomonas hispida, T. intermedia, T. patellifera, T. planctonica, T. volvocina.* Максимум разнообразия эвгленовых отмечен в Средней Оби. Наибольшее сходство выявлено при сопоставлении видового состава эвгленовых водорослей Средней и Нижней Оби (коэффициент Съеренсена 66%). Это мы объясняем благоприятными условиями для их вегетации: высокой гуминизацией вод, значительным накоплением органических веществ растительного происхождения, высоким содержанием железа, которое в Нижней Оби иногда достигает 4 мг/л (Баранов, 1966). Преобладание же видов из рода *Trachelomonas* закономерно, так как представители этого рода лучше развиваются в водах с повышенным содержанием растворенного железа (Асаул-Ветрова, 1978).

Впервые для русла Оби приводится ряд таксонов: *Trachelomonas armata, T. granulosa, T. hispida* var. *spinulosa, T. pavlovskoënsis, T. sibirica, Strombomonas planctonica* и *Phacus orbicularis.*

Большой интерес представляет сравнение видового состава эвгленовых фитопланктона крупных сибирских рек Оби, Иртыша, Енисея и Лены. Хотя все эти реки относятся к бассейну Северного Ледовитого океана, они различаются географическим положением, рельефом и геологическим строением территории, по которой они протекают, гидрологическим и гидрохимическим режимами.

Распределение эвгленовых в сравниваемых реках крайне неравномерно. Большинство эвгленовых (46) найдено в Оби, 27 — в Иртыше (Андреев и др., 1963; Валеева, 1975; Науменко, 1985), 12 — в Лене (Васильева, 1987) и только 10 — в Енисее (Усачев, 1928; Чайковская, 1972; Левадная, Чайковская, 1975).

При сравнении эвгленовых Оби и Иртыша обращает на себя внимание относительно невысокий коэффициент их сходства (K_{Se}). Выявлено 18 общих таксонов, в связи с чем K_{Se} (коэффициент Съеренсена) равен 0.49. Виды, обнаруженные в Иртыше, все относятся к сем. *Euglenaceae* с преобладанием представителей рода *Trachelomonas* (15 видов, разновидностей и форм).

Сопоставляя видовой состав эвгленовых Оби и Енисея, следует отметить только 8 общих видов, широко распространенных и с большим диапазоном толерантности. Коэффициент сходства равен 0.28. В толще енисейских вод отмечен *Petalomonas mira* из бесцветных эвгленовых. В целом для фитопланктона Енисея указывается небольшое количество видов из родов *Trachelomonas, Strombomonas* и *Euglena.*

Для Оби и Лены выявлено только 4 общих вида, при этом K_{Se} равен 0.13. Следует особо отметить находки ряда бесцветных эвгленовых из родов *Astasia* Ehr. emend. Duj., *Urceolus* Mer., *Scytomonas* Stein в русле Лены. Обращают

на себя внимание незначительное количество видов из сем. *Euglenaceae* и отсутствие видов из рода *Strombomonas.*

Рассматривая видовой состав эвгленовых водорослей фитопланктона сибирских рек, необходимо отметить, что исследуемые организмы не входят в доминирующий комплекс водорослей, а встречаются единично и редко. Многие из обнаруженных видов относятся к широко распространенным и характерны для большинства водоемов мира. Такой обедненный состав эвгленовых в Оби объясняется неблагоприятными условиями для их развития: низкими температурами воды, высокими скоростями течения и слабой насыщенностью вод органикой. Особо следует подчеркнуть, что изученность подобных водных артерий еще недостаточна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев Г. П., Горячева Г. И., Скабичевский А. П. и др. Водоросли реки Иртыш и его бассейна // Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Томск, 1963. С. 69—103.

Асаул-Ветрова З. И. Экологические особенности эвгленовых водорослей и закономерности распределения их на территории Украины // Проблемы гидробиологии и альгологии. Киев, 1978. С. 49—67.

Баранов И. В. Ожидаемый гидрохимический режим Нижне-Обского водохранилища и Обской губы // Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. Тюмень, 1966. С. 32—55.

Валеева Э. И. Флора планктонных водорослей нижнего течения Иртыша: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 210 с.

Васильева И. И. Эвгленовые и желтозеленые водоросли Якутии. Л., 1987. 365 с.

Киселев И. А. О флоре водорослей Обской губы с приложением некоторых данных о водорослях Нижней Оби и Иртыша // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1970. Ч. 1(3). С. 41—54.

Куксн М. С., Левадная Г. Д., Сафонова Т. А., Попова Т. Г. Водоросли Оби и ее поймы // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1972. Ч. 2(4). С. 3—44.

Левадная Г. Д., Чайковская Т. С. Список водорослей реки Енисей (на участке Абакан—Дивногорск) и Красноярского водохранилища // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск, 1975. С. 113—132.

Науменко Ю. В. Фитопланктон Оби, Нижнего Иртыша и его изменения под воздействием антропогенных факторов: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1985. 227 с.

Сафонова Т. А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск, 1987. 192 с.

Усачев П. И. Материалы к флоре водорослей р. Енисей // Тр. Сиб. науч. рыбхоз. ст. 1928. Т. 3. Вып. 2. С. 3—84.

Чайковская Т. С. Фитопланктон Енисея и водоемов его поймы на участке ложа Красноярского водохранилища (до зарегулирования) // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1972. Ч. 2(4). С. 78—86.

Центральный сибирский
ботанический сад
СО РАН
Новосибирск

Получено 22 XII 1992

SUMMARY

46 taxa (7 genera) of the *Euglenophyta* of the Ob River are listed. The distribution of the *Euglenophyta* in the parts of the river is presented. Seven taxa have been found in the Ob River for the first time.

УДК 581.48 : 581.52 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

И. В. Борисова

ВСХОЖЕСТЬ И ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ СТЕПНЫХ И ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ МОНГОЛИИ

I. V. BORISOVA. GERMINATION CAPACITY AND PATTERN OF SEED GERMINATION IN SOME STEPPE AND MEADOW PLANTS OF MONGOLIA

Приведены данные о всхожести семян 32 степных и галофильно-луговых растений змеевкового сообщества и чиевника из Центрального аймака Монголии. Рассмотрен характер прорастания семян. Для некоторых видов установлена длительность сохранения семенами жизнеспособности в лабораторных условиях.

Для познания самовозобновления растений, являющегося одним из самых важных моментов в жизни фитоценоза (Богдановская-Гиенэф, 1954), необходимы исследования семенной продуктивности, урожайности семян и запаса их в почве, а также всхожести и характера прорастания. Работы по изучению всхожести семян как отдельных видов (Гал, 1971; Беспалова, 1977), так и различных растений степных, луговых и пустынных сообществ Монголии (Борисова, 1974; Беспалова, Борисова, 1979; Беспалова и др., 1980, 1982, 1984) еще крайне немногочисленны. Настоящая статья частично восполняет этот пробел.

Наблюдения проведены в сухих степях Центрального аймака Монголии (сомон Унджул) в 1973—1984 гг. Изучали всхожесть семян и характер их прорастания у основных растений двух сообществ: а) степного тырсово-холодно-полынно-житняково-змеевкового (Cleistogenes squarrosa + Agropyron cristatum + + Artemisia frigida + Stipa krylovii), б) галофильно-лугового чиевого (Achnatherum splendens—Puccinellia tenuiflora + Leymus chinensis).[1] Подробная характеристика этих сообществ приведена в монографии «Сухие степи МНР» (1988).

Змеевковое сообщество расположено в нижней части пологого склона увалистой равнины на каштановых легкосуглинисто-супесчаных почвах. В нем насчитывается 55 видов цветковых растений, причем более 80% из них — степные, остальные 14% — петрофильные или гемипетрофильные. Общее проективное покрытие 60%. Доминируют 4 вида — *Cleistogenes squarrosa*,[2] *Artemisia frigida, Agropyron cristatum* и *Stipa krylovii*, их общее проективное покрытие составляет 33.5—45%. Кроме того, встречаются 3 вида караганы (*Caragana microphylla, C. pygmaea, C. stenophylla*), 1 вид полукустарничков из рода *Artemisia* (*A. adamsii*) и многочисленное разнотравье: *Allium bidentatum, Cymbaria daurica, Heteropappus altaicus, Chenopodium strictum, Dontostemon integrifolius* и др.

Чиевник расположен в межувалистой ложбине с плоским днищем на луговом солончаке. В нем насчитывается 43 вида цветковых растений. Основной доминант — чий (*Achnatherum splendens*), содоминанты — галофильно-луговой вид *Puccinellia tenuiflora* и лугово-степной *Leymus chinensis.* Многочисленны степные виды: *Carex duriuscula, Allium tenuissimum, Artemisia dracunculus, A. palustris* и др. Характерны такие галофильно-луговые виды, как *Hordeum brevisubulatum, Iris lactea, Taraxacum dealbatum,* луговые — *Plantago depressa, Peucedanum falcaria* и др. Общее проективное покрытие — до 40—50%, в том числе 33.7% занимают галофильно-луговые виды.

---

[1] Далее для упрощения первое сообщество будем называть змеевковым, второе — чиевником.
[2] Латинские названия растений даны по «Определителю сосудистых растений Монголии» (Грубов, 1982).

Всхожесть исследована у 32 видов растений (в основном степных и галофильно-луговых) названных сообществ. Методика проведения опытов опубликована многократно (Беспалова, Борисова, 1979; Беспалова и др., 1980, 1982, 1984).

В змеевковом сообществе у 26 видов растений была изучена лабораторная всхожесть семян, причем у некоторых из них определены также длительность жизнеспособности при хранении в лабораторных условиях, оптимальная температура прорастания и влияние света на прорастание.

Выявлено, что семена почти всех исследованных видов (*Agropyron cristatum, Caragana microphylla, C. stenophylla, C. pygmaea, Cleistogenes squarrosa, Stipa krylovii* и др.) могут прорастать в довольно широком диапазоне температур — от 10 до 25—26 °С. При более низких температурах — 0, 3—4, 5—6 °С (особенно при 0 °С) — прорастание значительно задерживается. У большинства растений (*Agropyron cristatum, Cleistogenes squarrosa, Poa attenuata*, караганы) максимальная всхожесть семян наблюдалась при 20—25 °С. Лишь у зерновок *Koeleria macrantha*, собранных в 1973 г., наибольшая всхожесть (40%) наблюдалась при 5—6 °С, тогда как при 10, 15—16, 20—25 °С всхожесть составляла 10—12%. Однако семена этого же вида, собранные в другие годы (1974, 1975), хорошо прорастали и при высокой температуре (92—100% при 20—25 °С).

Влияние света на прорастание семян изучалось у *Chamaerhodos erecta, Potentilla bifurca, Caragana microphylla, Cymbaria daurica.* Первый вид (двулетник) имел лучшую всхожесть на свету (82% по сравнению с 46% в темноте), тогда как у остальных (многолетних, вегетативноподвижных видов) таких различий не наблюдалось.

Большинство исследованных растений относятся к категории видов с относительно высокой (61—80%) и очень высокой (до 95—100%) всхожестью семян: *Allium bidentatum, A. anisopodium, Cleistogenes squarrosa, Cymbaria daurica, Stipa klemenzii, S. krylovii* и др. Всхожесть их, естественно, зависит от метеорологических условий года сбора семян и от длительности хранения. Низкая всхожесть характерна для вегетативно размножающегося на пороях грызунов примитивного полукустарничка *Artemisia adamsii* (36—37%), видов *Oxytropis selengensis* (23—24%), однолетних трав *Chenopodium aristatum, C. strictum, Salsola collina* (1—2%). Отчасти это связано с наличием у многих перечисленных видов гетерокарпии, или, как у *Oxytropis*, затрудненного прорастания семян.

Всхожесть и характер прорастания семян кустарников (караганы), полукустарничков (полыни) и ковылей более подробно освещены в специальных сообщениях (Беспалова, Борисова, 1979; Беспалова и др., 1982, 1984), поэтому здесь отметим только их основные особенности.

Караганы имеют полутвердые семена, которые в свежем состоянии прорастают очень дружно, но по мере подсыхания процент твердосемянности увеличивается, прорастание замедляется, семена долго сохраняют хорошую всхожесть (табл. 1). В сухие годы твердых семян образуется больше, чем во влажные.

Полыни (*Artemisia adamsii, A. frigida*) характеризуются невысокой всхожестью и быстрой потерей жизнеспособности (через 4—5 лет) семянок. По характеру прорастания полыни относятся к типу растений с быстрым (*A. frigida*) и растянутым (*A. adamsii*) прорастанием (Беспалова и др., 1980).

Злаки несколько различаются по всхожести (табл. 2). Зерновки *Stipa krylovii* имеют неглубокий первичный покой, а зерновки *S. klemenzii* его не имеют; прорастание у обоих видов растянутое; длительность сохранения жизнеспособности зерновок около 5 лет. Всхожесть зерновок остальных изученных злаков змеевкового сообщества в целом довольно высокая (табл. 2), но неодинаковая в различные годы. У всех видов (кроме *Poa attenuata*) зерновки, собранные в 1973 г. (с очень влажным летом), имели более низкую

ТАБЛИЦА 1

Изменение всхожести семян некоторых видов кустарников и полукустарничков по мере их хранения в лабораторных условиях

Виды	Год сбора семян	Срок хранения	Всхожесть, %	Начало прорастания, день	Длительность опыта, дни
Caragana microphylla	1973	Свежие	100	1-й	7
		1.5 года	95	2-й	45
		2.5 года	74	5-й	45
		5.5 лет	80	3-й	45
		8.5 лет	80	3-й	20
	1975	10 мес	60	2-й	45
		5 лет	57	2-й	15
	1976	3 года	85	3-й	25
		4.5 года	56	3-й	40
		5 лет	92	2-й	40
C. pygmaea	1973	1.5 года	84	3-й	45
		8.5 лет	95	3-й	14
	1976	3 года	57	2-й	25
C. stenophylla	1973	Свежие	99	2-й	9
		1.5 года	95	4-й	45
	1975	10 мес	37	2-й	45
		6 лет	74	2-й	15
	1976	3 года	97	2-й	30
Artemisia adamsii	1973	5 мес	36	3-й	30
		3 года	37	2-й	45
		5 лет	7	2-й	25
		6 лет	0	—	10
A. frigida	1973	4 мес	81	3-й	30
		4 года	2	8-й	20
		6 лет	0	—	10

Примечание. Здесь и в табл. 2—4 приведена всхожесть семян при температуре проращивания 20—25 °С.

всхожесть, чем зерновки, собранные в другие годы. Пазушные зерновки у *Cleistogenes squarrosa* оказались более жизнеспособными, чем зерновки, образовавшиеся при открытом цветении (Беспалова, 1977).

Длительность жизнеспособности зерновок у разных видов злаков, а у одного вида в разные годы неодинакова, но в целом она относительно высокая (в пределах 10 лет и более). Характер прорастания в основном замедленный.

Луки (*Allium anisopodium, A. bidentatum, A. tenuissimum*) имеют высокую всхожесть семян (80—86%), быстрый или ускоренный характер прорастания. Семена их теряют всхожесть через 3—5 лет (табл. 2).

Почти у всех остальных изученных представителей разнотравья всхожесть семян также высокая (табл. 3). У некоторых из них жизнеспособные семена сохраняются довольно долго (у *Cymbaria daurica* — более 10, у *Potentilla strigosa* — более 5 лет). У *Serratula centauroides* отдельные семена остаются жизнеспособными более 7—10 лет, хотя у представителей сем. *Asteraceae* длительность жизни семянок небольшая (у *Heteropappus altaicus* — 3—4 года). Характер прорастания семян различен: быстрый — у *Cymbaria daurica, Haplophyllum davuricum*, замедленный — у *Heteropappus altaicus, Serratula centauroides, Oxytropis selengensis*. Долго сохраняются всхожими семена у двулетних видов *Dontostemon integrifolius, Chamaerhodos erecta* (табл. 3).

Однолетники представлены в основном видами из сем. *Chenopodiaceae*; их семена, как известно, очень быстро теряют всхожесть.

Таким образом, можно констатировать, что семена изученных многолетних растений змеевкового сообщества имеют в основном высокую всхожесть (60—100%), различную длительность сохранения жизнеспособности (от 3—5 до

ТАБЛИЦА 2

Изменение всхожести семян некоторых видов злаков и луков по мере их хранения в лабораторных условиях

Виды	Год сбора семян	Срок хранения	Всхожесть, %	Начало прорастания, день	Длительность опыта, дни
Agropyron cristatum	1973	1 год	54	4-й	45
		1.5 года	13	5-й	15
		3 года	88	4-й	25
		10 лет	0	—	12
	1974	8 мес	75	4-й	15
		2 года	90	3-й	35
		6 лет	0	—	24
	1975	10 мес	83	3-й	45
	1976	7 лет	0	—	10
Cleistogenes squarrosa	1972	12 лет	9	3-й	20
	1973	Свежие	42	4-й	6
		10 мес	86	3-й	25
		1.5 года	78	3-й	30
		3 года	90	5-й	30
	1974	5 мес	93	3-й	25
Koeleria macrantha	1973	10 мес	10	6-й	20
		1.5 года	53	5-й	60
		2.5 года	46	6-й	25
	1974	8 мес	100	4-й	30
		2 года	92	3-й	35
		6 лет	100	4-й	9
	1975	7 мес	98	4-й	20
Poa attenuata	1973	10 мес	94	8-й	20
		1.5 года	76	6-й	30
		2.5 года	71	5-й	25
	1974	7 мес	87	4-й	40
Stipa klemenzii	1973	5 лет	0	—	20
	1976	2 года	93	3-й	30
S. krylovii	1973	2 года	46	5-й	45
		3.5 года	46	5-й	45
		5 лет	45	5-й	40
	1974	3.5 года	89	2-й	40
	1975	8 мес	90	6-й	45
		3.5 года	82	2-й	40
	1976	1.5 года	91	3-й	40
Allium anisopodium	1973	1.5 года	61	4-й	35
		2.5 года	22	7-й	45
		7 лет	0	—	30—45
	1974	6 мес	80	5-й	15
		1.5 года	77	3-й	35
A. bidentatum	1973	Свежие	86	4-й	8
	1974	1.5 года	59	2-й	35
		6 лет	5	6-й	14
A. tenuissimum	1973	2.5 года	72	5-й	45
		7 лет	0	—	60
	1976	3 года	0	—	30—45

10 лет и более) и разный характер прорастания. Однако у многих настоящих степных видов (ковылей и других злаков, *Heteropappus altaicus, Serratula centauroides* и другого разнотравья) характер прорастания, как правило, растянутый, что связано с гетерокарпией (гетероспермией) семян как у многолетних, так и у двулетних растений. Однолетние виды — сорные и полусорные мари и солянки — имеют низкую лабораторную всхожесть, т. е. и семена их, по-видимому, недолговечны.

ТАБЛИЦА 3

Изменение всхожести семян некоторых видов разнотравья по мере их хранения в лабораторных условиях

Виды	Год сбора семян	Срок хранения	Всхожесть, %	Начало прорастания, день	Длительность опыта, дни
Многолетнее разнотравье					
Cymbaria daurica	1972	9 лет	89	5-й	18
	1973	Свежие	83	4-й	9
		10 лет	31	8-й	65
	1974	6 мес	100	4-й	10
		8 мес	68	3-й	25
Haplophyllum davuricum	1974	6 мес	93	3-й	12
		2.5 года	91	3-й	20
Heteropappus altaicus	1973	Свежие	65	4-й	8
		3 года	24	5-й	45
		5 лет	0	—	30
Oxytropis selengensis	1973	Свежие	23	3-й	8
		3 года	34	13-й	45
		7 лет	6	5-й	105
Potentilla bifurca	1973	10 лет	93	8-й	50
P. nudicaulis	1973	2.5 года	7	7-й	45
		10 лет	0	—	50
	1976	3 года	88	8-й	30
		4.5 года	59	7-й	25
		7 лет	4	17-й	50
Serratula centauroides	1973	Свежие	78	4-й	8
		3 года	54	5-й	45
		7 лет	14	8-й	23
		10 лет	4	8-й	15
Двулетние и однолетние травы					
Chamaerhodos erecta	1974	6 лет	60	6-й	90
	1976	3 года	72	4-й	90
		4.5 года	58	5-й	45
		7 лет	6	9-й	50
Chenopodium aristatum	1971	1 мес	1	3-й	20
C. strictum	1973	10 мес	2	3-й	60
		20 мес	2	3-й	25
		10 лет	0	—	15
Dontostemon integrifolius	1976	3 года	51	5-й	18
Salsola collina	1975	8 мес	2	3-й	40
	1976	3 года	0	—	15
Lepidium densiflorum	1973	10 лет	0	—	35

Длительность жизни семян однолетних растений из сем. *Chenopodiaceae*, а также всхожесть их в разное время года и при разной температуре проращивания следует еще тщательно изучать.

Среди многочисленных растений чиевника была исследована всхожесть семян только у 6 наиболее характерных видов — *Achnatherum splendens, Puccinellia tenuiflora, Leymus chinensis, Taraxacum dealbatum, Plantago depressa, Artemisia macrocephala*.

Для зерновок злаков характерно послеуборочное дозревание (табл. 4). Оптимальная температура прорастания их, а также некоторых представителей разнотравья составляет 20—25 °С. У одуванчика семена прекрасно прорастают

ТАБЛИЦА 4

Всхожесть свежесобранных семян и ее изменение по мере их хранения в лабораторных условиях

Виды	Год сбора семян	Срок хранения	Всхожесть, %	Начало прорастания, день	Продолжительность опыта, дни
Achnatherum splendens	1973	Свежие	1.5	8-й	12
		10 мес	10	6-й	55
		1.5 года	70	4-й	20
		3 года	38	8-й	40
		7 лет	0	—	35
	1975	1 год	68	6-й	30
Leymus chinensis	1973	10 мес	0	—	60
		1.5 года	10	6-й	60
		2.5 года	18	2-й	40
	1974	8 мес	65	6-й	30
		6 лет	56	4-й	90
Puccinellia tenuiflora	1973	Свежие	2	6-й	11
		10 мес	64	6-й	20
		1.5 года	98	7-й	15
		3 года	64	5-й	45
	1974	7 мес	98	6-й	20
		2 года	36	6-й	60
Artemisia macrocephala	1973	5 мес	80	3-й	30
		3 года	10	5-й	45
		4 года	17	4-й	37
		5 лет	0.5	20-й	20
		6 лет	0	—	11
Plantago depressa	1973	Свежие	72	5-й	8
Taraxacum dealbatum	1973	»	88	4-й	8
		10 мес	98	3-й	10

в широком диапазоне температур — от 3—5 (88%) до 20—25 °С (98%). У *Puccinellia tenuiflora*, наоборот, при низких температурах прорастание задерживается. Так, зерновки, собранные в 1973 г., через 1.5 года хранения имели всхожесть при 20—25 °С — 98, при 10 — 22, а при 3—5 °С — 12—14%.

Всхожесть семян у всех изученных видов довольно высокая (65—98%), но различная в разные по метеорологическим условиям годы. Прорастание происходит по ускоренному типу (Беспалова и др., 1980). Семена сравнительно долго сохраняют жизнеспособность, особенно у некоторых злаков (например, у *Leymus chinensis*). Относительно быстро (через 5 лет) теряют всхожесть семянки *Artemisia macrocephala* (табл. 4).

Таким образом, приходим к выводу, что семена степных и галофильно-луговых многолетних растений, собранные в относительно сухие годы, имеют хорошую, довольно высокую всхожесть. Более 5 лет могут сохранять всхожесть семена таких степных видов, как *Allium bidentatum, Koeleria macrantha, Stipa krylovii, Potentilla nudicaulis, Chamaerhodos erecta*, а также зерновки лугово-степного вида *Leymus chinensis*. После 10 лет хранения в лабораторных условиях могут дать всходы многие или отдельные семена типично степных видов злаков и разнотравья (*Cymbaria daurica, Cleistogenes squarrosa, Potentilla bifurca, Serratula centauroides*).

Интересно, что семена степных кустарников и полукустарничков начинают прорастать в основном на 2—3-й день, степных злаков и разнотравья — на 3—5-й, а галофильно-луговых видов несколько позже — на 4—6-й день.

Несмотря на относительно хорошую всхожесть семян многолетних степных и галофильно-луговых видов, в естественных условиях змеевкового и чиевого

сообществ возобновление растений носит периодический, нерегулярный характер, так как не каждый год бывают условия, пригодные для прорастания (Сухие степи..., 1988).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беспалова З. Г. О цветении и особенностях плодоношения змеевки джунгарской (*Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi) и змеевки растопыренной (*C. squarrosa* (Trin.) Keng) // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 156—164.

Беспалова З. Г., Борисова И. В. Всхожесть и особенности прорастания зерновок ковылей *Stipa* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 8. С. 1081—1090.

Беспалова З. Г., Борисова И. В., Попова Т. А., Санжид Ж. Семенное возобновление растений // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Л., 1980. С. 154—175.

Беспалова З. Г., Борисова И. В., Санжид Ж. Всхожесть и характер прорастания семянок некоторых видов полыни (*Artemisia* L.) Центрального Казахстана и Монголии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1321—1328.

Беспалова З. Г., Борисова И. В., Калесник М. Н. Всхожесть и характер прорастания семян некоторых монгольских видов рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 792—799.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1954. № 167. Вып. 34. С. 3—47.

Борисова И. В. Всхожесть и характер прорастания свежесобранных семян растений степных и пустынных сообществ Монголии // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь, 1974. С. 14—17.

Гал Ж. Некоторые особенности гобийских саксаульников Монгольской Народной Республики // Проблемы освоения пустынь. 1971. № 3. С. 21—27.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 443 с.

Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л., 1988. 239 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 IV 1993

SUMMARY

Germination capacity and the pattern of seed germination in 26 steppe species in Cleistogenes squarrosa + Agropyron cristatum + Artemisia frigida + Stipa krylovii community and in 6 halophilous-meadow species in Achnatherum splendens—Puccinellia tenuiflora + + Leymus chinensis community have been studied.

The seeds of these species, especially those collected in relatively dry years have high germination capacity. The seeds of some steppe plants such as *Cleistogenes squarrosa, Cymbaria daurica, Potentilla bifurca* and others could remain viable after 10 years of storage in laboratory. However the renewal of plants in natural habitats in steppe and meadow communities is periodical, because the conditions of seed germination couldn't be suitable every year.

УДК 581.526.35 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

Ю. П. Федотов

СООБЩЕСТВА ОЛИГОТРОФНЫХ БОЛОТ ЮГА ЛЕСНОЙ ЗОНЫ (НА ПРИМЕРЕ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ)

Yu. P. FEDOTOV. COMMUNITIES OF THE OLIGOTROPHIC MIRES IN THE SOUTH OF THE FOREST ZONE WITH SPECIAL REFERENCE TO THOSE IN THE SOUTH-EASTERN PART OF THE BRYANSK REGION

Рассматривается структура растительного покрова олиготрофных болот юго-восточной части Брянской обл. на южной границе их распространения. Приведены видовые и фитоценотические характеристики растительных сообществ. Выделены 2 группы сообществ. Выявлена приуроченность этих групп к различным генетическим типам болот.

Через юго-восток Брянской обл. России проходит южная граница распространения олиготрофных болот Восточноевропейской равнины. Район находится на окраине Среднеднепровско-Припятской провинции (Кац, 1971) зоны верховых сосново-сфагновых и низинных травяных болот (Боч, Мазинг, 1979). Верховые болота района характеризуются невысокой степенью олиготрофизации, преобладанием лесных сфагновых ценозов, отсутствием типичных выпуклых торфяников (Hochmoore) и небольшой занимаемой площадью, что в целом типично для болот юга лесной зоны (Кац, 1928; Боч, Мазинг, 1979; Андрієнко, 1992). Флористический состав олиготрофных сообществ свидетельствует об их «южном» характере (Федотов, 1993). В их составе отсутствуют такие типичные для верховых болот лесной зоны виды, как *Betula nana*,[1] *Empetrum nigrum, Oxycoccus microcarpus* и др., ареал которых лежит севернее. В болотных сообществах района невелика ценотическая роль *Chamaedaphne calyculata* — одного из активных видов восточноевропейских олиготрофных болот лесной зоны. В то же время олиготрофная растительность достаточно фитоценотически обособлена от сукцессионно близких к ней мезоолиготрофных сообществ, что выражается в господстве олиготрофных видов, имеющих здесь свой фитоценотический оптимум. Это *Pinus sylvestris, Eriophorum vaginatum, Andromeda polifolia, Oxycoccus palustris, Scheuchzeria palustris, Sphagnum magellanicum, S. majus* и др.

Основу статьи составили результаты изучения растительности болот Придеснянского физико-географического района (Физико-географическое районирование..., 1963), проводимого автором с 1990 г. в заповеднике «Брянский лес» и на прилегающих к нему территориях (рис. 1). Вместе с геоботаническим описанием болотных участков выполнялись бурение торфяных залежей и определение состава подстилающих пород, что позволило диагносцировать основные генетические типы болот. При обработке геоботанических описаний использована методика табличного эколого-фитоценотического анализа (Нешатаев, 1987). Выделение олиготрофных сообществ из общего блока болотных описаний по доминированию в основных ярусах видов олиготрофной экологии (Брадис, 1972; Лопатин, 1972) проводилось с учетом всего флористического состава и обилия видов. Характеризуемые в статье синтаксономические единицы по своему объему отвечают эколого-морфологическому подходу классификации растительности (Александрова, 1969).

Олиготрофные болота занимают в районе не более 10—15% заболоченных земель. В их составе преобладают сосново-сфагновые сообщества формации Pineto-Sphagneta magellanicum, составляющие не менее 95% олиготрофных болот. Они типичны для Полесья (Андриенко, 1980) и относятся к подгруппе восточноевропейских сфагновых подтаежных болот (Юрковская, 1980).

[1] Названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981), мхов — по работе Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1970).

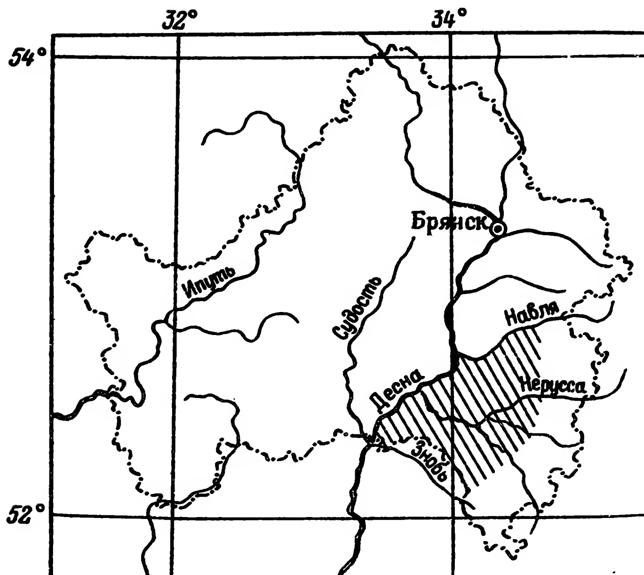


Рис. 1. Район исследований болот (заштрихован).

В ландшафтной структуре болотных урочищ сосново-сфагновые участки характерны для морфогенетических классов впадин (Галкина, 1959) замкнутых котловин (рис. 2), которые широко распространены в пределах зандровых и надпойменно-террасных местностей района. Они представлены плоскими, реже пологовыпуклыми торфяниками с относительными превышениями 0.5—0.7 м центра над окрайками. Площадь олиготрофных фаций в пределах урочищ

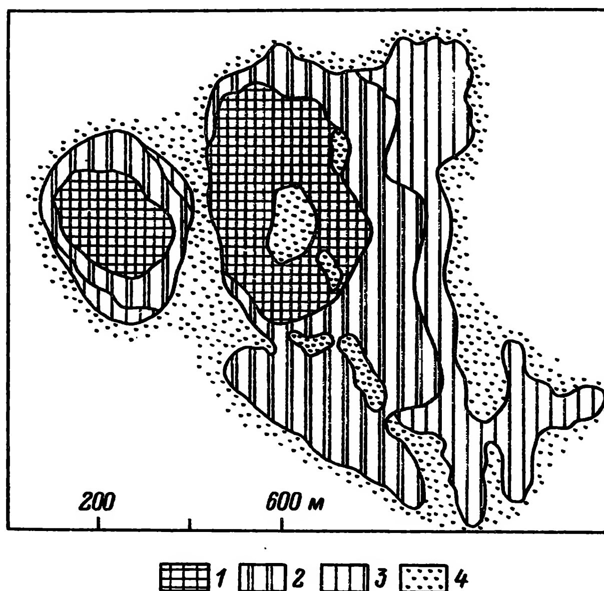


Рис. 2. Растительность болотных урочищ замкнутых котловин (заповедник «Брянский лес»).

1 — олиготрофные сообщества Pineto-Shagneta magellanicum; *2* — мезоолиготрофные сообщества Pineto-Sphagneta fallax + + magellanicum; *3* — мезотрофные сообщества Betuleto-Cariceto-Sphagneta fallax и Betuleto-Phragmiteto-Sphagneta fallax; *4* — сосновые леса на минеральных почвах.

обычно составляет 2—5 га, реже достигает 20—40 га и более. Наиболее обширное сосново-сфагновое олиготрофное болото (свыше 100 га) описано в 20 км к югу от г. Трубчевска на водоразделе рек Неруссы и Зноби (левых притоков р. Десны). По-видимому, это один из самых южных торфяников европейской части России (52° 25′ с. ш.), достигший стадии магелланикум.

По своему происхождению сосново-сфагновые болота района относятся к генетическим группам (Абрамова, 1978) суходольного и очагового заболачивания. Торфяные залежи этих болот подстилаются минеральными породами без заметных включений озерных отложений (сапропелей). Характерно преобладание в стратиграфическом разрезе торфов лесного подтипа. Мощность торфяных отложений колеблется в широких пределах, но обычно превышает 2.0—2.5 и достигает 3.0—3.5 м.

В растительности сосново-сфагновых олиготрофных болот района выделены 2 ассоциации.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика сообществ сосново-сфагновых болот

Виды	Pinus sylvestris—Ledum palustre—Sphagnum magellanicum		Pinus sylvestris—Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum	
	n = 28		n = 35	
	константность	обилие	константность	обилие
Betula pendula	I	1	I	1
B. pubescens	V	1—2	V	1—2
Picea abies	r	+	r	+
Pinus sylvestris	V	3—4	V	2—3
Frangula alnus	r	+	r	+
Salix aurita	r	+		
Andromeda polifolia	III	1	III	1—2
Calluna vulgaris	II	+	I	+
Chamaedaphne calyculata	r	1	r	1
Ledum palustre	V	3—4	IV	1—2
Oxycoccus palustris	V	1—2	V	2—3
Vaccinium myrtillus	IV	1	III	1
V. uliginosum	III	1—2	III	1
V. vitis-idaea	II	1	I	1
Carex cinerea	r	+		
C. globularis	II	1		
C. lasiocarpa	II	1—2	II	1
C. nigra	r	+		
Drosera rotundifolia			I	1
Dryopteris cartusiana	I	+	II	+
Eriophorum vaginatum	V	1—2	V	3
Molinia caerulea	II	+	r	+
Trientalis europeae	r	+		
Sphagnum angustifolium	II	1	II	1
S. nemoreum	II	1		
S. fallax	V	2	V	2
S. flexuosum	V	2	V	2
S. magellanicum	V	3—4	V	3—4
S. riparium			r	1
Aulacomnium palustre	III	+	II	+
Dicranum rugosum	II	+	II	+
D. scoparium	II	+	II	+
Pleurozium schreberi	IV	1	III	1
Polytrichum strictum	V	1	V	1
P. commune	III	1	II	1

Примечание. В табл. 1—3 n — число описаний. Константность в баллах: V — 81—100%, IV — 61—80, III — 41—60, II — 21—40, I — 11—20%; r — до 10%. Обилие: 5 — 71—100%, 4 — 51—70, 3 — 21—50, 2 — 11—20, 1 — 1—10%, «+» — менее 1%.

Ассоциация Pinus sylvestris—Ledum palustre—Sphagnum magellanicum объединяет ценозы с эдификатором *Sphagnum magellanicum*, соэдификатором *Pinus sylvestris* и доминантом *Ledum palustre* в травяно-кустарничковом ярусе.

Сообщества обычно занимают окраины олиготрофных болот. Микрорельеф участков бугорково-кочковатый. Высота кочек и бугорков достигает 0.5—0.7 (1.0) м, диаметр — 1.5—2.5 (3.0) м. Площадь положительных форм микрорельефа составляет около 60—80%. Обводненность умеренная. Уровень поверхности грунтовых вод (УПГВ) бóльшую часть года ниже 0.2—0.3 м.

Древесный ярус сосново-багульниково-сфагновых сообществ образует сосна с примесью *Betula pubescens.* Сомкнутость крон 0.3—0.5 (0.6), высота 100—120-летних древостоев 6—10 (12) м. В негустом подлеске и подросте преобладает сосна. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Ledum palustre* с проективным покрытием 35—70% и высотой 0.4—0.6 м. Постоянны и многочисленны в ценозах *Eriophorum vaginatum* и *Oxycoccus palustris.* Реже встречаются *Andromeda polifolia, Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, V. vitis-idaea, Molinia caerulea* и некоторые другие виды (табл. 1). Моховой ярус довольно густой — 85—90% проективного покрытия, иногда разрежен до 70—80%. Доминирует *Sphagnum magellanicum* (30—70% проективного покрытия). В отрицательных элементах микрорельефа обычны *Sphagnum fallax* и *S. flexuosum.* Реже и с небольшим обилием встречаются *S. angustifolium, S. nemoreum, Pleurozium schreberi, Polytrichum strictum, P. commune.*

Ассоциация Pinus sylvestris—Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum объединяет ценозы с эдификатором *Sphagnum magellanicum*, соэдификатором *Pinus sylvestris* и доминантом *Eriophorum vaginatum* в травяно-кустарничковом ярусе.

Древесный ярус сосново-пушицево-сфагновых сообществ по своим показателям близок к описанному выше. Отличия заключаются в обычно меньшей сомкнутости крон (0.2—0.4) древостоев. Травяно-кустарничковый ярус — 50—60% проективного покрытия. В ярусе вместе с *Eriophorum vaginatum* (25—40% проективного покрытия) обычно доминирует *Oxycoccus palustris* (15—25% проективного покрытия). С невысоким обилием в ценозах характерен *Ledum palustre.* Достаточно типичны *Andromeda polifolia, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum.* Изредка встречаются *Carex lasiocarpa, Dryopteris cartusiana* и др. (табл. 1). Моховой ярус сообществ густой — 90—95% проективного покрытия. Доминирует *Sphagnum magellanicum* — 30—60% проективного покрытия. В понижениях обычны *Sphagnum fallax* и *S. flexuosum*, на кочках и бугорках — *Polytrichum strictum* и *Pleurozium schreberi.* Реже встречаются *Sphagnum angustifolium, Aulacomnium palustre, Dicranum scoparium, D. rugosum* и др. (табл. 1). В обводненных ямах выворотов сосны отмечен *Sphagnum riparium.*

Сообщества обычно занимают центральные участки олиготрофных болот. Микрорельеф кочковатый или бугорково-кочковатый. Высота кочек и торфяных бугорков 0.4—0.6 (0.8) м. Площадь положительных элементов микрорельефа составляет 50—70%. Обводненность несколько выше, чем на сосново-багульниково-сфагновых участках, но в целом умеренная для болотных местообитаний. Летом уровень поверхности грунтовых вод (УПГВ) опускается в межкочьях до 0.1—0.3 м, а в засушливые сезоны — еще ниже.

Сравнение видового состава сообществ сосново-сфагновых олиготрофных болот (табл. 1) показало их близость, почти идентичность. Различаются они лишь видами, не типичными для олиготрофных болот. Среди них такие, как *Carex globularis, C. nigra, Sphagnum nemoreum*, подчеркивают особенности топологии сосново-багульниково-сфагновых ценозов, которые тяготеют к периферийным участкам болот.

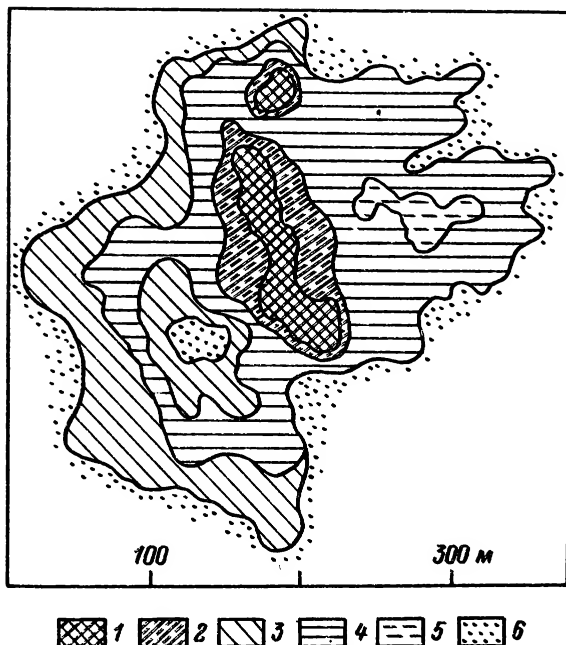


Рис. 3. Растительность болотного урочища озерного генезиса (урочище Озерки, окр. пос. Кокоревка).

1 — олиготрофные сообщества Sphagneta magellanicum и Sphagneta majus; *2* — мезотрофные сообщества сплавин Cariceto-Sphagneta jensenii; *3* — мезотрофные сообщества донного оторфования впадины Cariceto-Sphagneta fallax и Phragmiteto-Sphagneta fallax; *4* — евтрофные сообщества Cariceta omskianae; *5* — водоем; *6* — суходол.

Сфагновые олиготрофные болота не имеют широкого распространения в районе и составляют не более 5% общей площади верховых торфяников. Они представлены сообществами формаций Sphagneta magellanicum и Sphagneta majus. Для района это реликтовый тип болотной растительности. Сфагновые олиготрофные болота отмечены здесь только в пределах урочищ староозерных котловин, которые изредка встречаются среди морено-зандровых и надпойменно-террасных местностей. Площади староозерных котловин обычно небольшие — 5—6 га. В ландшафтной структуре этих урочищ сфагновые олиготрофные фации занимают не более 25—30%. Генетически они относятся к группе сплавинного заболачивания водоемов. Торфяные залежи болот подстилаются сапропелем (мощность озерных отложений колеблется в пределах от 0.2—0.5 до 5—6 м). К диагностическим признакам рассматриваемой генетической группы болот также можно отнести частое присутствие в ландшафтной структуре урочищ остаточных озерков и сплавинных фаций (рис. 3).

В растительности сфагновых олиготрофных болот района выделены 2 ассоциации.

Ассоциация Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum объединяет ценозы с эдификатором *Sphagnum magellanicum*, содоминантами *Eriophorum vaginatum* и *Oxycoccus palustris* в травяно-кустарничковом ярусе.

Сообщества занимают небольшие, пологовыпуклые участки болотных урочищ. Площадь отдельных выпуклых торфяников обычно составляет немногие сотни квадратных метров. Они подняты на 0.2—0.4 м над обводненным лагом. Микрорельеф участков бугорково-кочковатый. Размеры положительных форм колеблются: диаметр — от 0.5—1.5 до 4.5—5.0 м, высота — 0.3—0.6 (0.8) м. Бугорки и кочки составляют более 60—70% поверхности.

В ярусе деревьев пушицево-сфагновых ценозов в виде отдельных групп и особей обычна сосна *Pinus sylvestris* f. *uliginosa.* В редком угнетенном подросте встречается *Betula pubescens.* Травяно-кустарничковый ярус ценозов негустой — 40—50% проективного покрытия. К основным доминантам яруса (*Eriophorum vaginatum* и *Oxycoccus palustris*) иногда примешивается *Andromeda polifolia.* В целом типично преобладание кустарничков над травами. Для ассоциации характерным видом является *Drosera rotundifolia,* имеющий здесь максимум своего обилия. С незначительным обилием встречаются *Carex lasiocarpa, C. limosa, Scheuchzeria palustris* и др. (табл. 2). Моховой ярус густой — 85—95% проективного покрытия. Доминирует *Sphagnum magellanicum* (40—60% проективного покрытия). Обычны *S. fallax* и *Polytrichum strictum.* Реже и с небольшим обилием встречаются *Sphagnum angustifolium* и *S. balticum.*

Ассоциация Scheuchzeria palustris—Sphagnum majus объединяет ценозы, в эдификаторной синузии которых преобладают *Sphagnum majus* и *S. balticum*, в травяно-кустарничковом ярусе в качестве одного из содоминантов выступает *Scheuchzeria palustris.*

Сообщества занимают олиготрофные мочажины болот озерного происхождения. Микрорельеф участков выположенный, иногда осложнен бугорками и кочками, которые занимают до 20% поверхности.

В негустом травяно-кустарничковом ярусе (30—40% общего проективного покрытия) доминируют *Scheuchzeria palustris, Eriophorum vaginatum* и *Carex limosa.* Почти постоянны в ценозах *Oxycoccus palustris* и *Drosera rotundifolia.* Реже встречаются *Rynchospora alba*, находящийся в районе на южной границе своего ареала, и некоторые другие виды (табл. 2). Моховой ярус почти сплошной — до 100% проективного покрытия. В нем доминируют виды гидрофильной группы сфагнов — *Sphagnum majus, S. jensenii* и *S. balticum*, обычны *S. fallax* и *S. flexuosum*, на кочках — *S. magellanicum* и *Polytrichum strictum.*

ТАБЛИЦА 2

Характеристика сообществ сфагновых болот

Виды	Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum		Scheuchzeria palustris—Sphagnum majus	
	n = 19		n = 17	
	константность	обилие	константность	обилие
Betula pubescens	V	+	III	+
Pinus sylvestris	V	1	III	+
Andromeda polifolia	III	1—3	III	1
Ledum palustre	r	+		
Oxycoccus palustris	V	3	V	1—2
Carex lasiocarpa	III	1	II	1
C. limosa	II	1	III	1—3
C. rostrata	II	+	III	1—2
Drosera rotundifolia	IV	1	IV	1
Eriophorum polystachyon			I	+
E. vaginatum	V	2—3	V	1—2
Menyanthes trifoliata			I	+
Rhynchospora alba			r	2
Scheuchzeria palustris	III	1	V	2—3
Sphagnum angustifolium	I	1		
S. balticum	II	2	III	2
S. jensenii			IV	2
S. fallax	V	2	IV	2
S. flexuosum	V	2	V	2
S. magellanicum	V	4—5	IV	1—2
S. majus			V	3
Aulacomnium palustre	I	+		
Polytrichum strictum	IV	1	I	+

Сравнение видового состава ассоциаций сфагновых болот (табл. 2) показало их флористическую близость. В то же время можно отметить, что такие виды, как *Eriophorum polystachyon, Menyanthes trifoliata, Carex rostrata*, входящие в состав шейхцериево-сфагновых ценозов (с небольшими постоянством и обилием), подчеркивают не только разницу в обводненности местообитаний, но и различную степень олиготрофизации сообществ.

При сравнении видового состава сообществ сосново-сфагновых и сфагновых болот (табл. 3) выявлены существенные флористические различия. Наряду с видами, типичными для ценозов 2 групп ассоциаций, к которым относятся *Andromeda polifolia, Eriophorum vaginatum, Oxycoccus palustris, Polytrichum strictum, Pinus sylvestris, Sphagnum magellanicum* и др., выделяются виды, дифференцирующие эти группы.

Дифференцирующими видами сообществ сфагновых олиготрофных болот в районе являются *Carex limosa, Rynchospora alba, Scheuchzeria palustris, Sphagnum balticum, S. majus, S. jensenii.*

Дифференцирующими видами сообществ сосново-сфагновых олиготрофных болот являются *Ledum palustre, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, V. vitis-idaea,*

ТАБЛИЦА 3

Сравнение сообществ сосново-сфагновых и сфагновых болот (константность/обилие)

Виды	Сообщества			
	сосново-сфагновые		сфагновые	
	1	2	3	4
Trientalis europaea	r/+			
Carex nigra	I/+			
C. globularis	II/+			
Dryopteris cartusiana	II/+	II/+		
Molinia caerulea	II/+	r/+		
Vaccinium myrtillus	IV/1	III/1		
V. uliginosum	III/1—2	III/1		
V. vitis-idaea	II/1	I/1		
Calluna vulgaris	II/+	I/+		
Pleurozium schreberi	IV/1	III/1		
Chamaedaphne calyculata	r/1	r/1		
Ledum palustre	V/3—4	IV/1—2	r/+	
Aulacomnium palustre	III/+	II/+	I/+	
Polytrichum strictum	V/1	V/1	III/1	
Pinus sylvestris	V/3—4	V/2—3	V/1	III/+
Sphagnum magellanicum	V/3—4	V/3—4	V/4—5	IV/1—2
S. fallax	V/2	V/2	V/2	IV/2
Betula pubescens	V/1—2	V/1—2	V/+	III/+
Carex lasiocarpa	II/1—2	II/1	III/1	II/1
Eriophorum vaginatum	V/1—2	V/3	V/2—3	V/1—2
Oxycoccus palustris	V/1—2	V/2—3	V/2—3	V/1—2
Andromeda polifolia	III/1	III/1—2	III/1—3	III/1—2
Drosera rotundifolia		I/1	IV/1	IV/1
Scheuchzeria palustris			III/1	V/1—3
Sphagnum balticum			II/2	V/2
Carex limosa			II/1	III/1—3
Carex rostrata			II/+	III/1
Sphagnum majus				V/3
S. jensenii				IV/2
Menyanthes trifoliata				I/+
Eriophorum polystachyon				I/+
Rynchospora alba				r/2

Примечание. Сообщества: 1 — Pinus sylvestris—Ledum palustre—Sphagnum magellanicum, 2 — Pinus sylvestris—Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum, 3 — Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum, 4 — Scheuchzeria palustris—Sphagnum majus.

Pleurozium schreberi. К ним же можно отнести *Chamaedaphne calyculata*, который изредка встречается в сосново-сфагновых ценозах олиготрофных болот и находится в районе на южной границе своего ареала.

При анализе видового состава олиготрофных сообществ 2 групп ассоциаций методом парной сопряженности (Нешатаев, 1987) подтверждается вывод об их флористической обособленности. Были получены значения межвидовой сопряженности (коэффициент Бравэ и корреляционный путь) по сводной таблице описаний. В объеме анализируемой выборки выделяются 2 плеяды видов со значимыми положительными связями, коэффициенты парной сопряженности которых превышают значение 0.40. В одну плеяду вошли *Carex limosa, Drosera rotundifolia, Scheuchzeria palustris*, в другую — *Ledum palustre, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, Calluna vulgaris.* Между собой виды различных плеяд разделены значимыми отрицательными связями. Например, значения коэффициентов сопряженности между парами *Ledum palustre—Scheuchzeria palustris, Ledum palustre—Drosera rotundifolia, Ledum palustre—Carex limosa* составляют: —66, —0.51, —0.42 соответственно.

Различия в видовом составе 2 групп сообществ наиболее показательны при сравнении сосново-пушицево-сфагновой и пушицево-сфагновой ассоциаций (табл. 3) с общим эдификатором *Sphagnum magellanicum.* Флористическую обособленность сообществ, близких по составу ценообразователей и степени олиготрофности, можно объяснить специфичностью эндоэкогенеза растительности болот «суходольного» и озерного происхождения. Об этом же свидетельствует приуроченность сосново-сфагновых и сфагновых сообществ к различным генетическим группам болот.

Связь сфагновых олиготрофных сообществ исключительно с озерным типом заболачивания является одной из зональных особенностей болот района. Она обусловлена невысокой степенью олиготрофизации болот и отсутствием зрелых форм морфогенеза торфяных поверхностей (грядово-мочажинных комплексов), что ограничивает распространение гидрофильных сфагновых сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. Г. Генезис и особенности строения залежей болотных массивов Ленинградской области // Генезис и динамика болот. М., 1978. Вып. 1. С. 78—86.

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.

Андриенко Т. Л. Полесские сфагновые болота // География растительного покрова Украины. Киев, 1980. С. 229—235.

Андрієнко Т. Л. Рослинність Українського Полісся. (Територіальний розподіл, динаміка, охорона): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1992. 45 с.

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 188 с.

Брадис Е. М. Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., 1972. С. 29—38.

Галкина Е. А. Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск, 1959. С. 3—48.

Кац Н. Я. О типах олиготрофных сфагновых болот Европейской России и их широтной и меридиональной зональности. М., 1928. 60 с.

Кац Н. Я. Болота земного шара. М., 1971. 295 с.

Лопатин В. Д. Принципы установления границ переходных болот по растительному покрову и задачи дальнейших исследований по диагностике типов болот по растительности // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., 1972. С. 22—28.

Нешатаев Ю. Н. Крупномасштабное картирование лесных резерватов на примере заказника Ракитинский (Ленинградская область) // Геоботаническое картографирование 1987. Л., 1987. С. 39—50.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Л., 1970. 824 с.

Федотов Ю. П. Флора болот заповедника «Брянский лес» // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 53—63.

Физико-географическое районирование Нечерноземного центра / Под ред. Н. А. Гвоздецкого, В. К. Жучковой. М., 1963. 450 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрковская Т. К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 300—345.

Государственный заповедник
«Брянский лес»
Ст. Нерусса

Получено 23 XI 1993

SUMMARY

The complete floristic lists of oligotrophic mire communities are given. The phytocoenotic analysis is presented. Two groups of the communities are recognised. The first, Pinus sylvestris—Ledum palustre—Sphagnum magellanicum, P. sylvestris—Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum, appertains the to firm land paludification. The second, Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum, Scheuchzerio—Sphagneta majus, appertains to lake swamping.

УДК 581.524

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

В. Б. Голуб, А. Н. Бармин

ОЦЕНКА ИЗМЕНЕНИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СРЕДНЕЙ ЧАСТИ ДЕЛЬТЫ РЕКИ ВОЛГИ

V. B. GOLUB, A. N. BARMIN. THE ESTIMATION OF THE VEGETATION DYNAMICS OF THE MIDDLE PART OF THE VOLGA RIVER DELTA

Рост с конца 70-х годов водного стока Волги вызвал увеличение увлажненности экотопов дельты и вымывание ионов Na и Cl из почвенного раствора на лугах низкого и среднего уровней. Прямой градиентный анализ, проведенный по материалам, собранным на стационарном профиле в средней части дельты Волги в 1979—1981 и 1990 гг., показал, что произошли горизонтальные перемещения популяций видов растений. Увеличилась представленность гигрофитов и гликофитов, уменьшилась — ксерофитов и галофитов. Зафиксированы направленные перемещения популяций видов на экотопы с большим суммарным содержанием солей в почве, но с меньшей их токсичностью. Произошли изменения и состава растительных сообществ.

С конца 70-х годов естественный водный сток Волги значительно возрос, что вызвало поднятие уровня Каспийского моря более чем на 2 м. Увеличение водного стока Волги не могло не сказаться на всех компонентах экосистем дельты реки, в том числе и на растительном покрове. Для оценки изменений растительности представляло интерес повторить комплекс наблюдений на стационарном профиле, заложенном на острове в средней части дельты в 1979 г. На этом профиле в 1979—1981 гг. ежегодно проводились геоботанические описания 496 площадок размером 2 × 2 м и отбор образцов из слоя почвы 0—15 см. В лабораторных условиях в почвенных образцах определялось содержание ионов водорастворимых солей в водной вытяжке. Учетные площадки были привязаны с помощью нивелира к меженному уровню воды в реке и рейке вблизи водомерного поста. В 1990 г. весь комплекс учетов на этом профиле был повторен.

Пространственная неоднородность растительного покрова в средней части дельты Волги определяется двумя основными факторами — высотой над ме-

женью и засолением почвы (Голуб, 1990). Высотный интервал профиля — от 0.63 до 3.23 м над меженью. Невысокие, но длительные половодья приводят к тому, что в этом небольшом интервале высот происходит смена болотной растительности на полупустынную. Наиболее пониженные места с незасоленными почвами заняты сообществами, в состав которых, как правило, входят *Phalaroides arundinacea*,[1] *Stachys palustris, Oenanthe aquatica, Typha angustifolia, Alisma plantago-aquatica*. Почвы более повышенных участков в различной степени засолены. Здесь обычны *Bolboschoenus maritimus, Aeluropus pungens, Crypsis schoenoides*. На очень сильно засоленных почвах растут *Crypsis aculeata, Atriplex prostrata, Salicornia prostrata*. Повышенные гривы заняты растительными группировками с *Cynodon dactylon, Euphorbia palustris, Calamagrostis epigeios*. Еще выше по склонам бэровских бугров и их шлейфам распространены сообщества с *Petrosimonia oppositifolia, Eremopyrum triticeum, Atriplex tatarica, Descurainia sophia*. Далее на высотах, совершенно не испытывающих влияния половодий, на которых не размещались участки профиля, представлены пустынные группировки с *Artemisia lerchiana, Anabasis aphylla, Camphorosma monspeliaca, Climacoptera crassa*.

В годы учетов на профиле объемы половодий составляли следующие величины, км^3: в 1979 г. — 146, 1980 — 83, 1981 — 128, в 1990 г. — 152. Максимальные уровни подъема воды над меженью в районе нахождения профиля в эти же годы соответственно равнялись 277, 209, 236, 234 см.

Анализ содержания ионного состава водной вытяжки за 4 года (1979—1981 и 1990 гг.) свидетельствует о том, что на нижних участках профиля, лежащих над меженью на высоте 1.8 м и ниже (луга низкого и среднего уровня), шло уменьшение токсичности почвенного раствора за счет вымывания ионов Na и Cl. Тип засоления сдвигался от хлоридного к сульфатному. Что касается высот профиля, находящихся на отметках 1.9 м и выше (луга высокого уровня и полупустынные местообитания), то здесь общее содержание солей и их ионов флуктуировало, что, видимо, отражает то или иное соотношение выпотного и промывного процессов.

В качестве основного метода оценки происходящих на профиле изменений в растительном покрове использовался прямой градиентный анализ в количественной его форме (Миркин, Розенберг, 1978). Этот анализ проводился по двум ведущим факторам среды — высоте над меженью и суммарному содержанию солей в почве. Для каждого отдельного вида растений во все годы учетов рассчитывалось средневзвешенное значение фактора ($\bar{x}$), дисперсия вида на оси фактора (σ^2) и ошибки определения этих показателей. Последние позволили определить достоверность изменений $\bar{x}$ и $\bar{\sigma}^2$ относительно друг друга в разные годы. Оценка смещений средневзвешенного положения и дисперсии на осях высоты над меженью и засоления почвы проводилась двумя способами: 1) индивидуально для каждого вида; 2) в целом по всему ряду, состоящему из n видов, с попарным сопоставлением статистических показателей (Зайцев, 1984). При втором способе оценки смещений статистических параметров рассчитывались два дополнительных интегральных показателя — средняя из средневзвешенных $X = \Sigma\bar{x}/n$ и средняя из дисперсий $\bar{\sigma}^2 = \Sigma\sigma^2/n$. Поскольку средневзвешенные положения и дисперсии на оси засоления были выражены в процентах содержания солей в почве, при определении достоверности их различия использовалось предварительное преобразование процентов в $\arcsin\sqrt{p}$, где p — доля солей в почве (Плохинский, 1970).

Изучение разногодичной динамики показателей градиентного анализа, проведенного по материалам, собранным в 1979—1981 гг., позволило установить следующие закономерности (Голуб, 1986 б): 1) при более мощном половодье расширяется экологическая амплитуда видов на высотном градиенте, т. е. в

[1] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

годы с более высоким и длительным половодьем дисперсия популяций видов на оси высоты больше; 2) в годы с более мощным половодьем значения средневзвешенных положений видов на оси засоления уменьшаются, т. е. в такие годы популяции видов сдвигаются на менее засоленные экотопы; 3) в годы с более мощным половодьем дисперсия популяций видов на оси засоления меньше. Уменьшение значений средневзвешенного положения и дисперсий популяций видов растений на оси засоления объяснялось ростом токсичности почвенного раствора за счет увеличения его щелочности в годы с более длительным половодьем. Вспышки щелочности засоленных земель при их увлажнении замечены уже давно. Основной их причиной принято считать растворение углекислых солей в «закрытых» системах, лишенных доступа CO_2 из атмосферы (Ковда, 1946; Теоретические основы..., 1981).

Спустя 10—12 лет представилась возможность одновременно с оценкой изменений растительности на профиле проверить, сохранились ли установленные в 1979—1981 гг. закономерности колебаний статистических показателей градиентного анализа. Наибольший интерес представляет сравнение материалов, собранных на профиле в наиболее удаленные друг от друга годы — 1979 и 1990. Это тем более оправдано, что в эти годы объемы половодий были близки. Изменения в растительности между этими годами, если они направленные, с большим основанием можно отнести к сукцессионным, вызванным увеличением водного стока в последние 12—14 лет. Различия же в статистических показателях в 1979—1981 гг. по причине небольшого временнóго интервала этого периода можно условно считать не выходящими за границы флуктуационной динамики.

Для исследования была взята выборка, состоящая из видов, которые хотя бы в один год из 3 первых лет наблюдений (1979—1981 гг.) были отмечены на стационарном профиле более чем на 5% площадок. Таких видов было 66. Среди них были представлены 45 многолетников и 21 одно-, двулетник.

В 1990 г. по сравнению с 1979 г. индивидуальные значения средневзвешенных положений $\bar{x}$ на оси высоты сместились у 23 видов (16 многолетников, 7 одно-, двулетников). Из числа многолетников 11 видов поднялись вверх по оси высоты, 5 опустились. Из числа одно-, двулетников 3 поднялись, 4 опустились.

Средние из средневзвешенных положений на оси высоты над меженью ($\bar{X}$) у 66 видов были равны: $\bar{X}_{79} = 1.63$, $\bar{X}_{80} = 1.58$, $\bar{X}_{81} = 1.68$, $\bar{X}_{90} = 1.66$. Разницы этих показателей между всеми парами лет, кроме разницы между $\bar{X}_{81}$ и $\bar{X}_{90}$, достоверны для 95% уровня вероятности. Четкой связи динамики среднего из средневзвешенных значений положений видов на оси высоты с гидрологическим режимом половодий нет. Однако можно обратить внимание на то, как это было уже отмечено по материалам 1979—1981 гг., что наименьшее значение $\bar{X}$ было в год самого маломощного половодья (1980 г.).

Индивидуальные значения дисперсий в 1990 г. по сравнению с 1979 г. существенно сместились у 13 видов (9 многолетников и 4 одно-, двулетников). У многолетников 5 видов расширили свою экологическую амплитуду на оси высоты, 4 сузили. Что касается одно-, двулетников, то у всех дисперсия в 1990 г. уменьшилась. Средние из дисперсий имеют следующие значения: $\bar{\sigma}^2_{79} = 0.16$, $\bar{\sigma}^2_{80} = 0.10$, $\bar{\sigma}^2_{81} = 0.13$, $\bar{\sigma}^2_{90} = 0.12$. Разницы между любыми парами достоверны. Ранжированный ряд дисперсий имеет вид $\bar{\sigma}^2_{79} > \bar{\sigma}^2_{81} > \bar{\sigma}^2_{90} > \bar{\sigma}^2_{80}$, т. е. чем выше был уровень подъема воды, тем выше была и дисперсия видов на оси высоты. В целом можно считать, что динамика показателей градиентного анализа вдоль оси высоты при сравнении данных за 1979 и 1990 гг. не вышла за пределы разногодичной динамики.

Ось высоты над меженью Волги можно интерпретировать и как ось увлажнения. По средневзвешенному положению на оси высоты над меженью в

ТАБЛИЦА 1

Представленность видов различных экологических групп по отношению к фактору увлажнения, %

Экологические группы	Годы			
	1979	1980	1981	1990
Гигрофиты	26	31	34	36
Гигромезофиты	29	30	31	25
Мезогигрофиты	34	29	27	30
Мезофиты	3	3	3	3
Ксеромезофиты	4	4	3	4
Ксерофиты	4	3	2	2
Всего	100	100	100	100

1980 г. (в среднем по гидрологическим условиям за многолетний период) все виды растений были разбиты на 6 групп. Представленность различных экологических групп по фактору увлажнения свидетельствует о направленном от 1979 к 1990 г. увеличении числа встреч на профиле гигрофитов и уменьшении — ксерофитов (табл. 1). Поскольку направленных перемещений средневзвешенных положений популяций видов вдоль оси высоты от 1979 к 1990 г. установлено не было, направленное изменение представленности экологических групп по фактору увлажнения за этот же период может свидетельствовать о том, что имели место преимущественно горизонтальные перемещения популяций видов растений.

По оси засоления в 1990 г. по сравнению с 1979 г. $\bar{x}$ сместились у 28 видов (у 24 многолетников и 4 одно-, двулетников). Причем среди многолетников 21 вид сместился на более засоленные экотопы, а 3 — на менее. Среди одно-, двулетников 3 вида сдвинулись вверх по оси засоления, 1 — вниз (табл. 2).

Средние из средневзвешенных положений на оси засоления имели следующие значения: $\bar{X}_{79} = 0.90$, $\bar{X}_{80} = 0.99$, $\bar{X}_{81} = 0.96$, $\bar{X}_{90} = 1.06$. Разницы в значениях средневзвешенных, превышающие 0.03, достоверны. В 1979—1981 гг. величина $\bar{X}$ по оси засоления была обратно пропорциональна мощности половодий. В 1990 г. значение $\bar{X}$ уже не соответствовало установленному для 1979—1981 гг. правилу. В связи с тем что токсичность почвенного раствора уменьшилась за счет вымывания ионов Na и Cl, популяции растений переместились на экотопы, в почвах которых фиксируется в лабораторных условиях большее суммарное количество водорастворимых солей.

Величины дисперсий вдоль оси засоления в 1990 г. по сравнению с 1979 г. сместились у 11 видов (у 10 многолетников и 1 однолетника — *Polygonum hydropiper*). У всех многолетников увеличилась дисперсия на оси засоления,

ТАБЛИЦА 2

Представленность видов различных экологических групп по отношению к фактору засоления, %

Экологические группы	Годы			
	1979	1980	1981	1990
Гипергликофиты	3	3	3	3
Гликофиты	20	24	25	28
Гликогалофиты	46	43	43	37
Галогликофиты	28	27	26	26
Галофиты	4	3	3	3
Всего	100	100	100	100

у *P. hydropiper* уменьшилась. Средние из дисперсий в годы наблюдений имели значения: $\bar{\sigma}^2_{79} = 0.25$, $\bar{\sigma}^2_{80} = 0.27$, $\bar{\sigma}^2_{81} = 0.26$, $\bar{\sigma}^2_{90} = 0.30$. Их разницы, превышающие 0.01, достоверны. Величина по $\bar{\sigma}^2_{90}$ оси засоления, так же как и $\bar{X}_{90}$ на этой оси, не соответствует установленной ранее закономерности флуктуации этого показателя — уменьшения $\bar{\sigma}^2$ в более многоводные годы. Направленные сдвиги $\bar{x}$ и σ^2 вдоль оси засоления без таких же изменений показателей градиентного анализа вдоль оси высоты еще раз свидетельствуют о том, что на профиле происходили горизонтальные перемещения популяций растений.

Как было уже сказано, направленное изменение состава почвенного раствора произошло на отметках, лежащих на профиле на высоте 1.8 м и ниже. На более высоких отметках таких изменений не обнаружено. Поэтому следовало бы ожидать, что у видов, приуроченных к нижней части высот профиля (гигрофитов—мезогигрофитов), число смещений $\bar{x}$ и σ^2 на градиенте засоления должно было быть бóльшим, чем у видов, характерных для высоких отметок (мезофитов—ксерофитов). Для проверки этого вся выборка из 66 растений по величине средневзвешенного положения на оси высоты в 1979 г. была разбита на две группы. В первую группу видов вошли те, у которых $\bar{x}$ находилось ниже 1.80 м над меженью, во вторую — виды, у которых средневзвешенное положение находилось выше. В первой группе было 36 видов, во второй — 30. В первой группе $\bar{x}$ достоверно изменилось при сравнении 1979 и 1990 гг. у 66.7% (у 50.0% увеличилось, у 16.7% — уменьшилось). Дисперсия у этой группы изменилась у 25.0% видов (у 19.4% увеличилась, у 5.6% уменьшилась). Во второй группе достоверное смещение средневзвешенных положений наблюдалось у 26.6% видов (у 23.3% увеличилось, у 3.3% уменьшилось). Достоверных изменений дисперсий нет. Таким образом, действительно бóльшая часть смещений положений популяций видов на градиенте засоления почвы произошла на высотах, где было отмечено уменьшение токсичности почвенного раствора за счет вымывания ионов Na и Cl.

По положению у популяций видов $\bar{x}$ на оси засоления в 1980 г., разбитой на градации по процентному содержанию растворимых солей в почве, были выделены пять экологических групп. В табл. 2 видны направленное увеличение представленности гликофитов и уменьшение числа встреч гликогалофитов, галогликофитов и галофитов. Последнее подтверждается тем, что такой галофит, как *Salicornia prostrata*, не вошел в анализируемую выборку, состоящую из 66 видов. В 1979 г. этот вид был встречен на профиле 21 раз, а в 1990 г. — всего лишь 1 раз.

Интересно оценить изменения в растительном покрове профиля не только на уровне популяций, но и на уровне растительных сообществ. С этой целью каждый из 496 участков профиля по данным описаний 1979 и 1990 гг. в зависимости от представленности диагностических видов был отнесен к ассоциациям, выделенным в соответствии с принципами направления Браун-Бланке (Голуб, 1985, 1986а; Golub, Mirkin, 1986; Golub et al., 1991). Сопоставление представленности различных ассоциаций на профиле в 1979 и 1990 гг. показало, что сообщества ассоциации Phalaroido-Scirpetum (наиболее ценные по составу травостоя для сельскохозяйственных животных) замещались преимущественно сообществами ассоциации Sparganio erecti—Typhetum angustifoliae (табл. 3). Эта ассоциация стала «наступать» и на солончаковые луга, занятые в 1979 г. ассоциациями Argusio-Phragmitetum, Alismato-Salicornietum. Солончаковые луга замещаются также мезогигрофитной ассоциацией Bolboschoeno-Inuletum. На высоких местоположениях, занятых сообществами классов Glycyrrhizetea glabrae и Salicornietea fruticosae, больших изменений в составе ассоциаций не отмечено.

ТАБЛИЦА 3

Представленность растительных сообществ на стационарном профиле

Растительные сообщества	Годы			
	1979		1990	
	число площадок	%	число площадок	%
Кл. Phragmitetea R. Tx. et Preising 42,	275	55	295	59
в том числе:				
Acc. Sparganio erecti—Typhetum angustifoliae Golub et al., 91	24	5	97	20
Acc. Phalaroido-Scirpetum Golub et Mirk. 86	242	49	191	38
Acc. Caricetum gracilis (Almquist 29) R. Tx. 37	9	2	7	1
Кл. Bolboschoenetea maritimi Vicherek et R. Tx. ex R. Tx. et Hülb. 71,	81	16	112	23
в том числе:				
Acc. Bolboschoeno-Inuletum Golub et Mirk. 86	12	2	45	9
Acc. Bolboschoeno-Glycyrrhizetum echinatae Golub et Mirk. 86	11	2	9	2
Acc. Polygono-Aeluropodetum pungentis Golub et Mirk. 86	58	12	58	12
Кл. Crypsidetea aculeatae Vicherek 73,	82	17	35	7
в том числе:				
Acc. Argusio-Phragmitetum Golub et Mirk. 86	58	12	19	4
Acc. Alismato-Salicornietum Golub 85	24	5	16	3
Кл. Glycyrrhizetea glabrae Golub 86,	58	12	54	11
в том числе:				
Acc. Lepidio-Cynodontetum Golub 86	20	4	24	5
Кл. Salicornietea fruticosae Topa 39,	38	7	34	6
в том числе:				
Acc. Suaedo-Petrosimonietum Golub 86	38	7	34	6
Всего	496	100	496	100

Таким образом, по результатам наблюдений на стационарном профиле можно сделать выводы о том, что возрастание водного стока Волги, вызвавшее увеличение увлажнения экотопов дельты и вымывание ионов Na и Cl из почвенного раствора лугов низкого и среднего уровней, привело преимущественно к горизонтальному перемещению популяций видов растений. Увеличилась представленность гигрофитов и гликофитов, уменьшилась — ксерофитов и галофитов. Отмечены направленные перемещения популяций видов на экотопы с бóльшим суммарным содержанием солей в почве, но меньшей их токсичностью. Возросла представленность видов растений и сообществ, имеющих большую продуктивность, но в ряде случаев — меньшую кормовую ценность для сельскохозяйственных животных. Следует также сделать вывод о том, что прямой градиентный анализ может использоваться как эффективный способ наблюдения за динамикой растительного покрова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голуб В. Б. К характеристике ассоциации Alismato-Salicornietum в дельте р. Волги // Антропогенные процессы в растительности. Уфа, 1985. С. 34—37.

Голуб В. Б. Сообщества класса Glycyrrhizetea glabrae на Нижней Волге // Классификация растительности СССР. (Опыт использования флористических критериев). М., 1986а. С. 159—172.

Голуб В. Б. Эколого-флористические основы мониторинга антропогенных изменений растительности (на примере низовий Волги): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1986б. 31 с.

Голуб В. Б. Количественный метод выявления ведущих факторов среды // Экология. 1990. № 1. С. 16—20.

Зайцев Н. Г. Методика биометрических расчетов. М., 1984. 424 с.

Ковда В. А. Происхождение и режим засоленных почв. Т. 1. М.—Л., 1946. 573 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. 212 с.
Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970. 366 с.
Теоретические основы процессов засоления—рассоления почв. Алма-Ата, 1981. 295 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
Golub V. B., Mirkin B. M. Grasslands of the Lower Volga Valley // Folia Geobot. et Phytotax. 1986. Vol. 21. N 3. P. 225—336.
Golub V. B., Losev G. A., Mirkin B. M. The aquatic and hydrophytic vegetation of the Lower Volga Valley // Phytocoenologia. 1991. Vol. 20. N 1. P. 1—63.

Институт экологии Волжского
бассейна РАН
Тольятти

Получено 12 IV 1993

SUMMARY

The flow of the Volga River increased since the end of the 70ths. This resulted in the increase of the moisture of the ecotopes and leakage of Na and Cl ions from the soil in the meadows of middle and low levels.

The plant populations in the middle part of the Volga River delta moved to the ecotopes with higher contents of less toxic salts. The proportion of hyprophytes and glycophytes increased, whereas the proportion of xerophytes and halophytes decreased.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.35
© 1994

Н. В. Степанов

НОВЫЙ ПОДВИД *ASPLENIUM TRICHOMANES* (*ASPLENIACEAE*) ИЗ ЗАПАДНОГО САЯНА

N. V. STEPANOV. A NEW SUBSPECIES OF *ASPLENIUM TRICHOMANES* (*ASPLENIACEAE*) FROM THE WEST SAYAN

Из северо-восточной части Западного Саяна описан новый подвид *Asplenium trichomanes* subsp. *kulumyssiense*, распространенный на известняковых скалах в черневой тайге. Приведены сравнение таксона с близкородственными подвидами и данные о его интродукции. Показана необходимость создания в регионе сети охраняемых территорий.

Asplenium trichomanes L. s. l. — космополит (со значительными дизъюнкциями ареала), мезофильный, скальный вид (см. обзор: Гричук, Моносзон, 1971).

Подробное изучение таксона монографами показало, что *A. trichomanes* представлен сложным полиплоидным комплексом и с учетом экологических, анатомо-морфологических, кариологических, генетических и географических критериев подразделяется на ряд подвидов (Meyer, 1962; Lovis, 1964; Lovis, Reichstein, 1985, и др.).

Типовой подвид (включая *A. trichomanes* subsp. *bivalens* D. E. Meyer и *A. melanocaulon* Willd.) распространен по всему ареалу вида. Он обладает диплоидным набором хромосом (2n = 72), приурочен к кислым породам и имеет ряд морфологических особенностей (Reichstein, 1984). *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* D. E. Meyer встречается в пределах ареала вида (в северных районах — реже) на щелочных породах. Для него характерна тетраплоидность (2n = 144).

A. trichomanes subsp. *inexpectans* Lovis — редко встречающаяся диплоидная раса, характерная для Средней Европы и Средиземноморья (Reichstein, 1984). В России известна только из Волжско-Донского ботанико-географического района: в урочище Воронов Камень (заповедник Галичья Гора) (Бобров, 1974). Кальцефил.

В пределах Средней Европы и Средиземноморья известны еще 2 редких подвида — *A. trichomanes* subsp. *pachyrachys* (Christ) Lovis et Reichstein и *A. trichomanes* subsp. *coriaceifolium* H. Rasbach, K. Rasbach, T. Reichstein et H. Bennert. Обе расы являются тетраплоидными кальцефилами (Reichstein, 1984; Rasbach et al., 1990).

При совместном обитании растения разных подвидов могут гибридизировать между собой и образовывать промежуточные формы, что затрудняет точную идентификацию таксонов. Данную проблему (весьма достоверно) можно решить при изучении мейоза (Lovis et al., 1989).

При гибридизации папоротников с разными уровнями плоидности получается в основном стерильное потомство. В редких случаях спорогенеза можно наблюдать мейоз. Например, у естественного гибрида *A. trichomanes* nothosubsp.

lucanum Cubas, Rosselo et Pangua (родительские подвиды — *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* (4×) и *A. trichomanes* subsp. *inexpectans* (2×)) во время мейоза при конъюгации хромосом образуется от 0 до 5 тривалентов, от 31 до 35 бивалентов и от 31 до 38 унивалентов (Cubas et al., 1989; Lovis et al., 1989).

Сибирские местонахождения *A. trichomanes* оторваны на тысячи километров от основного ареала и узко локализованы: здесь вид известен лишь в пределах Северо-Восточного Алтая (Телецкое оз.), Горной Шории, Кузнецкого Алатау (Крылов, 1955; Положий, Крапивкина, 1985) и северо-восточной части Западного Саяна (Степанов, 1990, 1992). При этом в Западной Сибири встречается типовой подвид (Гуреева, 1984), а в пределах Западного Саяна были собраны *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* и растения, похожие на *A. trichomanes* subsp. *inexpectans*. Однако значительная оторванность от средиземноморского участка ареала, где (очень редко) встречается *A. trichomanes* subsp. *inexpectans*, а также некоторое несоответствие названному подвиду по морфологическим признакам (и, как оказалось, всем известным подвидам) побудили нас произвести тщательное сравнение наших растений с разными таксонами комплекса *A. trichomanes* s. l.

Оказалось, что папоротник из бассейна р.Первой Белой — притока р. Бол. Кебеж — обладает оригинальными, вполне устойчивыми признаками и, по нашим данным, представляет собой новый подвид.

Asplenium trichomanes subsp. kulumyssiense Stepanov subsp. nov. — Rhizoma squamulis lanceolato-triangulatis. Squamulae 3.5—4.5 mm longae basi cordatis vel profunde cordatis, sessiles, medio linea obscura limbo subaequilata vel eo 2—3-plo angustiore ornata. Cellulae limbi (basi squamulae) ab lanceolatis ad ovales (fig. 1). Frondes 10—20 cm longae, lanceolatae vel elongato-lanceolatae, versus apicem abrupte angustatae deorsum sensim angustatae, segmentis 16—30 jugis. Segmentum terminale triangulatum, obtusiusculum, integrum vel basi bilobum, 2—7 mm latum, lateralia inferne longe remota, deminuta in partibus media et superiore subquadrangulata, auricula piaedita, horizontaliter patentia vel oblique sursum directa, obtuse subdentata, rigide coriacea, 3—9 mm longa, 2—6 mm lata (fig. 2).

Typus: Sajan Occidentalis, brachia borealia jugi Kulumys (prov. Krasnojarsk, distr. Ermakovskij, in viciniis pagi Tanzybej), in cursu superiore fluminis Pervaja Belaja, affluentiae fluminis Bol. Kebesh, in taiga (Pinus sibirica + Abies sibirica) variiherboso-filicosa; rupes umbrosae, calcareae expositionis occidentalis; 8 IX 1988, N. V. Stepanov (NS; isotypi — LE, KRAS).

Affinitas. Ab subspeciebus affinibus *A. trichomanes* L. subsp. *inexpectans* et *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* forma, dimensionibus, structura squamularum rhizomatis et frondium neonon segmento terminali lato (ad 7 mm) differt.

Корневище с ланцетно-треугольными чешуйками. Чешуйки сидячие, 3.5—4.5 мм дл., с сердцевидным или глубокосердцевидным основанием, посередине с темной линией, по ширине почти равной кайме или в 2—3 раза у́же ее. Клетки каймы (в основании чешуйки) от ланцетных до овальных (рис. 1). Вайи 10—20 см дл., ланцетные или удлиненно-ланцетные, кверху внезапно, книзу постепенно сужающиеся, с 16—30 парами сегментов. Конечный сегмент треугольный, туповатый, цельный или с парой лопастей при основании, 2—7 мм шир. Боковые сегменты внизу далеко расставленные, уменьшенные, в средней и верхней частях почти четырехугольные, с ушком, горизонтально отстоящие или косо вверх направленные, слабо тупозубчатые, жесткокожистые, 3—9 мм дл., 2—6 мм шир. (рис. 2).

Тип: Западный Саян, северные отроги хр. Кулумыс (Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей), верховья р. Первой Белой — притока р. Бол. Кебеж, в широкотравно-папоротниковой кедрово-пихтовой (Pinus sibirica + Abies sibirica) тайге; тенистые, известковые скалы западной экспозиции; 8 IX 1988, Н. В. Степанов (NS; изотипы — LE, KRAS).

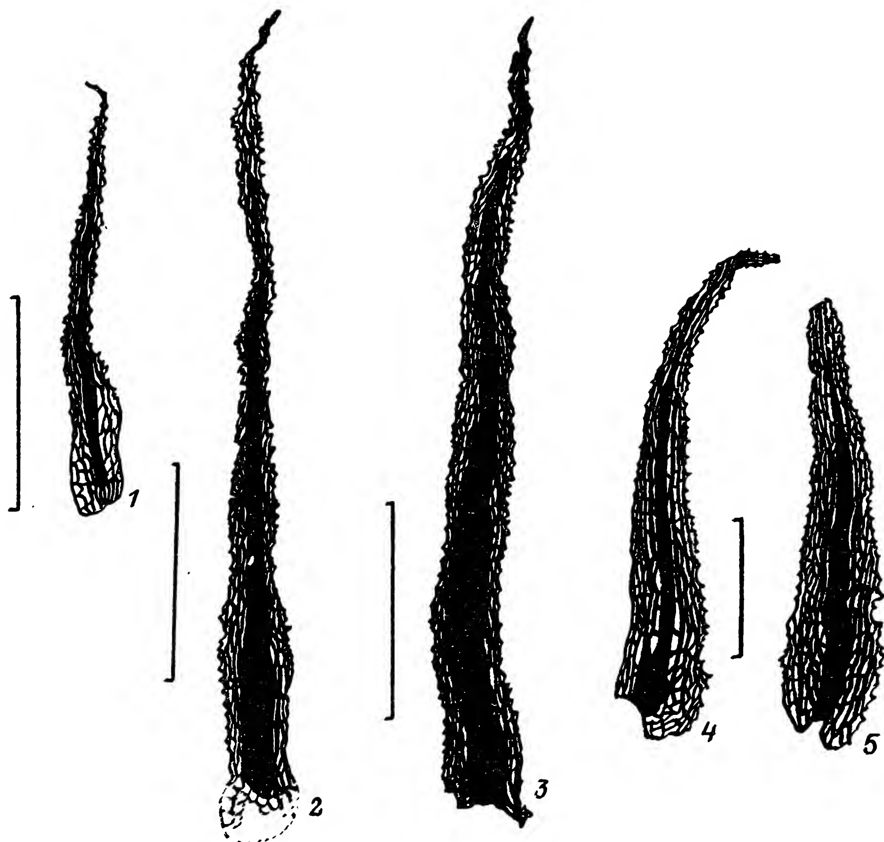


Рис. 1. Корневищные чешуйки подвидов *Asplenium trichomanes*.

1 — subsp. *inexpectans* из Франции (по: Lovis et al., 1989); *2* — subsp. *quadrivalens* × subsp. *inexpectans* из Австрии (по: Lovis et al., 1989); *3* — subsp. *quadrivalens* с о-ва Маллорка (Испания) (по: Lovis et al., 1989); *4, 5* — subsp. *kulumyssiense* из классического местонахождения. Масштабная линейка: *1—5* — 1 мм.

Родство. От близких подвидов *Asplenium trichomanes* L. subsp. *quadrivalens* и *A. trichomanes* subsp. *inexpectans* отличается формой, размерами, структурой корневищных чешуек и вай, широким (до 7 мм) терминальным сегментом (см. таблицу).

В некоторых случаях для более точного определения таксона морфологического описания спорофита недостаточно. В качестве дополнительных признаков могут быть использованы особенности гаметофита (Арнаутова, 1988а, б) и анатомического строения черешка вайи (Новрузова, Аскеров, 1978, 1982; Гуреева, 1987, и др.).

Анатомическое строение черешка вайи у сибирских представителей этого вида, как показано И. И. Гуреевой (1987), достаточно устойчиво и не зависит ни от географического положения, ни от экологических условий местообитания. Для описываемого таксона характерны округлая форма поперечного среза (основание черешка), 1-слойная эпидерма, 4—5-слойная опробковевшая паренхима, паренхима и проводящий пучок (рис. 3, *а, б*). Клетки паренхимы могут частично разрушаться, и на их месте образуются полости. Проводящий пучок широкоовальный, центральный или эксцентричный, ксилема Λ-образная (почти 2-пучковая) или 3-лучевая. На поперечном срезе в средней части черешок имеет почти округлую форму и 2 рожковидных выроста на адаксиальной стороне (рис. 3, *в*). Эпидерма 1-слойная, колленхима 1—4-рядная. Проводящий

Сравнение подвидов *Asplenium trichomanes* s. l.

Признаки	*A. trichomanes*			
	subsp. *kulumyssiense*	subsp. *inexpectans*	subsp. *inexpectans* × × subsp. *quadrivalens*	subsp. *quadrivalens*
Корневищные чешуйки				
Длина, мм	3.5—4.5	2—3.5	2—4	4—5
Основание	Сердцевидное	Усеченное	Усеченное	Усеченное
Кайма по отношению к темной линии посередине	Почти равна или в 2—3 раза шире	Шире в 2 раза и более	Уже в 2 раза	Уже в 2—4 раза
Клетки основания каймы	Овальные или удлиненно-овальные	Овальные	Удлиненно-ланцетные	Удлиненно-ланцетные
Вайи				
Длина, см	10—20	7—10 (12)	10—20	10—20
Поверхность	Грубая, кожистая	Нежная	Средняя между родительскими	Кожистая
Число пар сегментов	16—30	10—24	6—25	16—30
Форма	Кверху внезапно, книзу постепенно суженные	Кверху внезапно, книзу постепенно суженные	Вариант, средний между родительскими	Кверху постепенно, книзу внезапно суженные
Расстояние между нижними сегментами	Значительно расставлены	Значительно расставлены	Слабо расставлены	Почти не расставлены
Конечный сегмент				
Форма	Широкий, тупой	Широкий, тупой	Более или менее удлиненный	Удлиненный, острый
Ширина, мм	2—7	4—6	2—6	2—4
Боковые сегменты	Четырехугольные, с ушком	Четырехугольные, с ушком	Четырехугольные, с ушком	Более или менее треугольные, с клиновидным основанием
Субстрат	Известняки	Известняки	Известняки	Известняки
Плоидность	Тетраплоид, 2n = 144	Диплоид, 2n = 72	Триплоид, 2n = 108	Тетраплоид, 2n = 144
Ареал	Западный Саян	Средняя и Южная Европа	Средняя и Южная Европа	Семикосмополит

пучок центральный или эксцентричный. Ксилема Т-образная или 3-лучевая. Как видим, описываемый подвид имеет относительно изменчивую анатомическую структуру по сравнению с другими сибирскими папоротниками.

Зрелый гаметофит *A. trichomanes* subsp. *kulumyssiense* голый и имеет широкосердцевидную форму (рис. 4, *а*). Маргинальные клетки «крыльев» таллома волнистые (рис. 4, *б*). Распределение гаметангиев на нижней стороне слоевища соответствует базальному типу, по классификации Е. М. Арнаутовой (1988б). Архегонии рассеяны в центральной части гаметофита, антеридии — в нижней. Последние при этом заходят на крылья. Ризоиды одноклеточные, простые, бурого цвета.

Классическое местонахождение — близ известняковых выходов в верховьях р. Первой Белой (система Бол. Кебеж—Кебеж—Оя—Енисей); обнаруженные нами совместно с проводником В. С. Степановым локальные «заросли» этого реликта занимают площадь около 5 га. Впоследствии по нашей инициативе

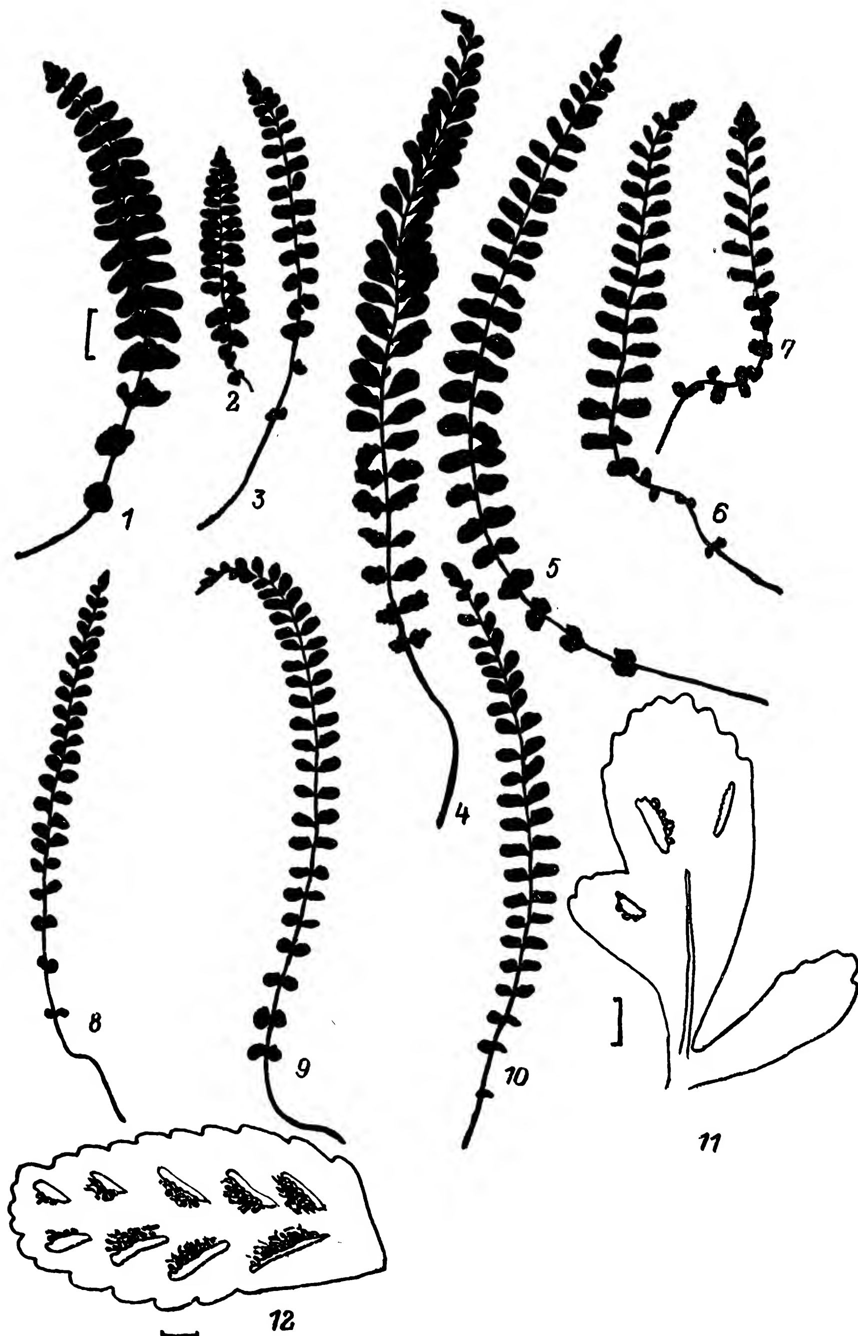


Рис. 2. Вайи и сегменты подвидов из комплекса *Asplenium trichomanes*.

Subsp. *inexpectans*: *1* — из Франции (по: Lovis et al., 1989), *2* — с о-ва Маллорка (по: Cubas et al., 1989), *3* — из Средней Европы (по: Reichstein, 1984); subsp. *quadrivalens*: *4* — с о-ва Маллорка (по: Lovis et al., 1989), *9* — из Западной Украины; subsp. *inexpectans* × subsp. *quadrivalens*: *10* — из Австрии (по: Lovis et al., 1989); subsp. *kulumyssiense*: *5—8* — из классического местонахождения. *11* — терминальный сегмент с сорусами; *12* — боковой сегмент с сорусами. Масштабная линейка: *1—10* — 1 см; *11, 12* — 1 мм.

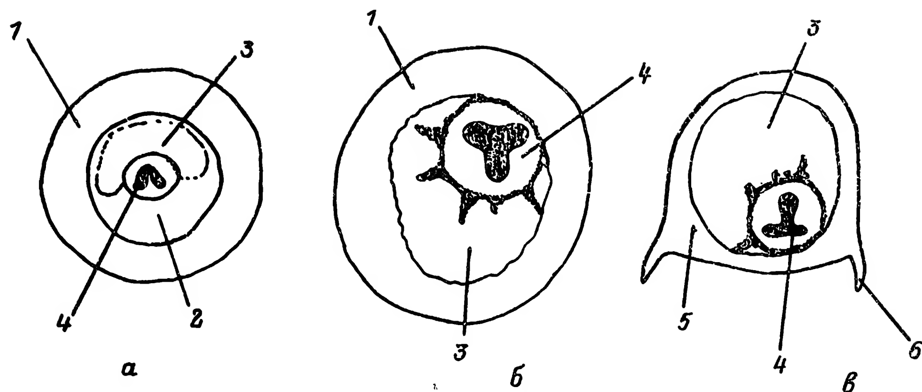


Рис. 3. Анатомическая структура поперечного среза черешка *Asplenium trichomanes* subsp. *kulumyssiense*.

а, б — основание черешка; *в* — средняя часть черешка. *1* — опробковевшая паренхима; *2* — паренхима; *3* — полость в паренхиме; *4* — проводящий пучок; *5* — колленхима; *6* — рожковидный вырост адаксиальной стороны.

здесь был создан ботанический памятник природы «Верховья Первой Белой». К сожалению, работа по организации охраны (оформление документов, их пересылка, утверждение и т. д.) затянулась на 3 года. За это же время к местонахождению со стороны бассейнов р. Второй Белой и Алеева ключа вплотную подошли «санитарные» рубки, выполненные Танзыбейским лесничеством. Бóльшая часть кедрово-пихтовых лесов, прилегающих к этому месту с юго-востока, юга и запада, вырублена полностью. По нашим наблюдениям, проведенным в 1991—1992 гг., популяция *A. trichomanes* subsp. *kulumyssiense* значительно поредела. Возможно, это связано с изменением микроклимата из-за вырубки окружающих лесов.

Следует отметить, что бассейны р. Бол. Кебеж, левых притоков Амыла и Ои совершенно не изучены во флористическом отношении. Богатство неморально-реликтовой и эндемичной флоры позволяет предположить, что здесь могут быть найдены некоторые исчезающие, редкие виды и даже новые таксоны. К сожалению, в связи с интенсивным хозяйственным освоением региона ненарушенных биогеоценозов остается все меньше. При площади

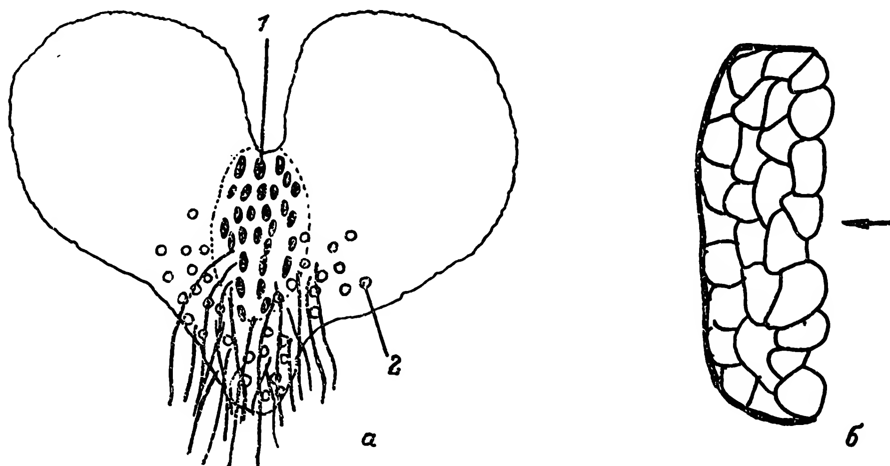


Рис. 4. Гаметофит *Asplenium trichomanes* subsp. *kulumyssiense*.

а — общий вид; *б* — внешний край «крыла». *1* — архегоний; *2* — антеридий.

Амыльского ботанико-географического округа около 6500 км^2 только 5—10% его земель остались девственными (это малодоступные высокогорья в центральной части округа). В созданный на левобережье р. Енисей Саяно-Шушенский заповедник вошли районы со специфическими природными условиями (с совершенно иной, самобытной флорой), и поэтому в нем не может быть большинства эндемичных и реликтовых видов, встречающихся в Западном Саяне. Уникальность амыльской флоры (около 8% третичных реликтов и около 15% эндемиков из 1100 видов, известных на сегодняшний момент, без учета адвентивных растений) и биологическое разнообразие (на площади, составляющей 0.24% от площади Красноярского края (включая Хакасию), сконцентрировано 60% всей его флоры) позволяют говорить о необходимости создания здесь сети заповедных территорий.

В 1988 г. нами была сделана попытка интродукции описываемого растения. Взрослое растение было пересажено в горшок и перенесено в помещение. Папоротник пересадку перенес хорошо и через месяц уже начал выпускать молодые вайи. Периода покоя у кулумысского костенца нет: рост новых вай и спороношение могут продолжаться круглый год. Для поддержания постоянного роста необходимы умеренное освещение, постоянный полив, температура в интервале от 18 до 30 °С, относительная влажность 60% и выше. Спороношение необильное, но споры прорастают хорошо. Уже через 2—3 месяца из заростков появляется первый лист спорофита. По нашим данным, в закрытом грунте растение устойчиво, особенно на слабощелочных с кальцием почвах. Высокая декоративность, простота в создании условий для роста и размножения позволяют рекомендовать использовать костенец кулумысский для озеленения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнаутова Е. М. Гаметофит некоторых видов рода *Woodsia* (*Woodsiaceae*)//Бот. журн. 1988а. Т. 73. № 2. С. 198—203.

Арнаутова Е. М. Гаметофиты папоротников флоры СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988б. 20 с.

Бобров А. Е. Сем. 12. *Aspleniaceae* Mett. ex Frank — Костенцовые //Флора европейской части СССР. М.—Л., 1974. Т. 1. С. 86—90.

Гричук В. П., Моносзон М. Х. Определитель однолучевых спор папоротников из семейства *Polypodiaceae* R. Br., произрастающих на территории СССР. М., 1971. 128 с.

Гуреева И. И. Папоротники во флоре Южной Сибири. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1984. № 3921-84Деп. 20 с.

Гуреева И. И. Анатомическое строение черешков вай папоротников (класс *Polypodiopsida*) из Южной Сибири // Флора, систематика и раст. ресурсы Сибири. Томск, 1987. С. 69—84.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Вып. 1. Томск, 1955. 138 с.

Новрузова З. А., Аскеров А. М. Анатомия папоротников Нахичеванской АССР в связи с их систематикой и экологией //Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук. 1978. № 3. С. 10—14.

Новрузова З. А., Аскеров А. М. Сравнительно-анатомический анализ видов рода Асплениум флоры Кавказа//ДАН АзССР. 1982. Т. 38. Вып. 2. С. 63—67.

Положий А. В., Крапивкина Э. А. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 155 с.

Степанов Н. В. Флористические находки в Красноярском крае //Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 725—729.

Степанов Н. В. Папоротники Амыльского округа Западного Саяна. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1992. № 433-В92Деп. 42 с.

Cubas P., Rosselo J. A. Pangua E. A new triploid hybrid in the *Asplenium trichomanes* complex: *A. trichomanes* nothosubsp. *lucanum* (*A. trichomanes* subsp. *inexpectans* × × *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*) nothosubsp. nova//Candollea. 1989. Vol. 44. N 1. P. 181—190.

Lovis J. D. The taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe //Brit. Fern Caz. 1964. Vol. 9. N 5. P. 147—160.

Lovis J. D., Rasbach H., Reichstein T. Asplenium trichomanes nothosubsp. *melzeri* nothosubsp. nov. The triploid hybrid between *A. trichomanes* subsp. *Inexpectans* and *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* //Candollea. 1989. Vol. 44. N 2. P. 543—553.

Lovis J. D., Reichstein T. Asplenium trichomanes L. subsp. *pachyrachys* (*Aspleniaceae, Pteridophyta*) and a note on the typification of *Asplenium trichomanes* //Willdenowia. 1985. Vol. 15. P. 187—201.

Meyer D. E. Zur Cytologie der Asplenien Mitteleuropas // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1962. Bd 74. S. 449—461.

Rasbach H., Rasbach K., Reichstein T., Bennert H. W. Asplenium trichomanes subsp. *coriaceifolium*, a new subspecies and two new intraspecific hybrids of the *A. trichomanes* complex (*Aspleniaceae, Pteridophyta*)//Willdenowia, 1990. Vol. 19. N 2. P. 471—474.

Reichstein T. Asplenium L. //G. Hegi. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin—Hamburg, 1984. Bd 1. Tl/1. S. 211—266.

Красноярский государственный университет

Получено 15 XII 1992

УДК 582.992

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

Н. Н. Цвелев, С. В. Саксонов

О ДВУХ КОЛОКОЛЬЧИКАХ (*CAMPANULA, CAMPANULACEAE*) ИЗ РОДСТВА *C. RAPUNCULOIDES* S. L.

N. N. TSVELEV, S. V. SAKSONOV. ON TWO BLUEBELLS (*CAMPANULA, CAMPANULACEAE*) RELATED TO *C. RAPUNCULOIDES* S. L.

В качестве гибридогенного вида *Campanula* × *spryginii* описаны промежуточные по признакам между *C. rapunculoides* и *C. bononiensis* растения из популяций или клонов, произрастающих в Жигулевском заповеднике. Для кавказского вида *C. cordifolia* C. Koch предложено приоритетное название — *C. neglecta* Bess. Этот вид впервые отмечен для Украины (Святые горы близ г. Славянка на Северском Донце), а также указан как интродуцированное растение для окр. Санкт-Петербурга.

Одним из авторов настоящей статьи (С. В. Саксоновым) еще несколько лет назад было отмечено, что в пределах Жигулевского государственного заповедника, кроме типичных популяций и клонов 2 относительно близких видов — *Campanula rapunculoides* L. и *C. bononiensis* L., встречаются еще популяции или клоны промежуточных по признакам колокольчиков, которые здесь наиболее обычны. Типичный *C. rapunculoides* с относительно немногочисленными крупными цветками в однобокой кисти в заповеднике, как и во всей Самарской Луке, редок, а типичный *C. bononiensis* приурочен к сухим известняковым склонам гор. По относительно слабому опушению всего растения и очень коротко волосистым (а не голым) чашечкам промежуточный между ними колокольчик более сходен с *C. rapunculoides*, однако цветки у него заметно мельче и более многочисленные, да и по строению и величине чашечки они более похожи на цветки *C. bononiensis*. Уже поэтому можно предположить его гибридное происхождение, хотя в роде *Campanula* гибриды встречаются крайне редко. С целью подтверждения или опровержения этого предположения нами был просмотрен материал по *C. rapunculoides* и *C. bononiensis* в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), собранный с территории европейской части бывшего СССР. Ареалы этих 2 видов замещают друг друга в направлении с северо-запада на юго-восток, но в значительной части перекрываются. *C. rapunculoides* доходит на юго-востоке до Молдавии, Воронежской обл. и Южного Урала, а наиболее северо-западные местонахождения *C. bononiensis* расположены в бассейне р. Волги в пределах Тверской и Яро-

славской областей, не считая изолированного местонахождения этого вида в Новгородской обл., на р. Мсте близ г. Боровичи. Кроме того, как и многие другие лесостепные виды, *C. bononiensis* проникает вдоль западных склонов Урала на север до Пермской обл. Отмеченные нами популяции колокольчика с промежуточными признаками, как оказалось, встречаются только в полосе перекрывания ареалов предполагаемых родительских видов, но не в пределах всей полосы, а лишь в районах массового распространения этих видов от Тверской обл. до Южного Урала. Все это свидетельствует о гибридном происхождении промежуточного колокольчика, однако при этом возникает вопрос: является ли он только современным гибридом? Выдержанность его морфологических признаков и гораздо большее обилие особей по сравнению с особями родительских видов, на наш взгляд, свидетельствуют о стабилизации гибридогенных клонов по крайней мере в пределах Среднего Поволжья, где они наиболее обычны. Поэтому мы считаем возможным дать биномиальное название этому гибридогенному виду.

Вид назван в честь выдающегося русского ботаника и исследователя флоры Жигулей И. И. Спрыгина.

Campanula × spryginii Sakson. et Tzvel. sp. nov. (*C. rapunculoides* × × *C. bononiensis*, sect. *Campanula*). — Planta perennis, 30—150 cm alta, sat rigide pilosa. Laminae sparse pilosae, foliorum inferiorum oblongo-ovatae, breviter petiolatae, foliorum superiorum lanceolatae, subsessiles. Inflorescentia multiflora, anguste paniculata, subracemosa, subsecunda. Calyces brevissime pilosi, tubo 2—2.7 mm lg., laciniis anguste lanceolatis 4—5.5 mm lg. Corollae 16—20 mm lg., coeruleo-violaceae.

Typus: Prov. Samara, reservatum publicum Zhigulense, ad ripas fl. Volga vix supra pag. Bachilova Poljana, 3 VII 1951, N 324, S. Juzepczuk, V. Golubkova (LE).

Affinitas. A specie *C. rapunculoides* L. calycibus et corollis minoribus, inflorescentia magis multiflora et minus unilaterali, a *C. bononiensi* L. — floribus majoribus, calycibus brevissime pilosis (non glabris) et foliis sat sparse pilosis differt.

Многолетнее растение 30—150 см выс., довольно жестко волосистое. Листовые пластинки рассеянно волосистые, у нижних листьев продолговато-яйцевидные, на коротких черешках, у верхних листьев ланцетные, почти сидячие. Соцветие многоцветковое, узкометельчатое, почти кистевидное. Чашечки очень коротко волосистые, с трубкой 2—2.7 мм дл. и узколанцетными долями 4—5.5 мм дл. Венчики 16—20 мм дл., сине-фиолетовые.

Тип: Самарская обл., Жигулевский государственный заповедник, у берега р. Волги немного выше сел. Бахилова Поляна, 3 VII 1951, № 324, С. Юзепчук, В. Голубкова (LE).

Паратипы (paratypi): Жигулевский заповедник, Бахилова Поляна, поляны среди березняка по левому берегу ерика, 9 VIII 1928, № 2773, И. Спрыгин; там же, Бахилова Поляна, гора Малая Бахилова, 9 VII 1951, № 397, С. Юзепчук, В. Голубкова (LE).

Родство. От вида *C. rapunculoides* отличается более мелкими чашечками и венчиками, более многоцветковым и менее однобоким соцветием, от *C. bononiensis* — более крупными цветками, очень коротко волосистыми (а не голыми) чашечками и довольно рассеянно волосистыми листьями.

При просмотре материала по *C. rapunculoides* нами были обнаружены вероятные типы или изотипы 2 видов — *C. neglecta* Bess. («*Campanula neglecta* Bess.! Herb. Ledebour») и *C. ucranica* Spreng. ex Roem. et Schult. («*Campanula ucranica* Bess. Herb. Ledebour. Bess. script.»), принятые Ан. А. Федоровым (1957 : 194) за синонимы *C. rapunculoides*. Оба эти вида описаны по материалу одного и того же происхождения и имеют в отличие от типичных экземпляров

C. rapunculoides значительно более мелкие сине-голубые цветки с голой чашечкой, голые или почти голые стебли и очень слабо волосистые (лишь с нижней стороны по жилкам), более короткие и обычно (у средних и нижних листьев) более или менее сердцевидные у основания листовые пластинки. Все эти признаки полностью соответствуют признакам описанного позднее из Закавказья вида *C. cordifolia* C. Koch. Таким образом, приоритетным названием последнего вида является *C. neglecta* Bess. При первоописании *C. neglecta* его автор В. Бессер, давая ему латинский диагноз, отметил, что этот вид культивировался известным ботаником того времени Ф. Б. Фишером в ботаническом саду в Горенках под Москвой и рассылался в другие гербарии с указанием в качестве его родины Украины. Однако в действительности он на Украине не встречается, а происходит с горы Бештау в Предкавказье. Бессер приводит в качестве синонима название «*C. ucranica*», под которым этот вид был позднее еще раз описан. C. Ledebour (1846 : 883) принял *C. neglecta* за разновидность (*C. rapunculoides* var. *neglecta* (Bess.) Ledeb.) и совершенно правильно отнес к ней и виденные им экземпляры К. Коха из Закавказья, по которым немного позднее был описан вид *C. cordifolia* C. Koch. Для европейской части бывшего СССР этот вид никем не приводился, однако нами был обнаружен в Гербарии БИН (LE) вполне типичный его экземпляр со Святых гор на Северском Донце в окр. г. Славянска: «Харьковская губ., Изюмский у., Святые горы, на мелу, 6 VIII 1905, А. Криштофович». Таким образом, оказалось, что этот вид вполне естественно встречается и на Украине, где в бассейне Северского Донца известны изолированные местонахождения ряда других кавказских видов. Кроме того, типичный экземпляр *C. neglecta* имеется также из окр. Санкт-Петербурга (Баболовский парк г. Пушкина): «Окр. Детского Села, Баболовский парк, заросли по берегу пруда, 20 VII 1919, № 231, М. Ильин» (LE). Последнее местонахождение, несомненно, является результатом его интродукции сюда из ботанического сада в Горенках. Не случайно *C. neglecta* приводился некоторыми авторами и для окр. Санкт-Петербурга, в том числе и Ledebour в упомянутой выше работе.

В заключение приведем синонимику этого вида.

C. neglecta Bess. 1816, Cat. Horti Cremen.: 28. — *C. ucranica* Spreng. ex Roem. et Schult. 1819, Syst. Veg. 5 : 121. — *C. rapunculoides* var. *neglecta* (Bess.) Ledeb. 1846, Fl. Ross. 2, 2 : 883. — *C. cordifolia* C. Koch, 1847, Linnaea, 19 : 22; Ан. Фед. 1957, Фл. СССР, 24 : 197. — *C. rapunculoides* subsp. *cordifolia* (C. Koch) Damboldt, 1976, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 35, 1 : 45.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Федоров Ан. А. Сем. *Campanulaceae* // Флора СССР. М., 1957. Т. 24. С. 126—450.
Ledebour C. F. Flora Rossica. Stuttgart, 1846. Vol. 2. P. 463—937.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Жигулевский государственный
заповедник им. И. И. Спрыгина

Пос. Бахилова Поляна, Самарская обл.

Получено 21 IV 1994

УДК 582.669.2 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

С. С. Иконников

ДВА НОВЫХ ВИДА ИЗ СЕМЕЙСТВА *CARYOPHYLLACEAE*

S. S. IKONNIKOV. TWO NEW SPECIES OF THE FAMILY *CARYOPHYLLACEAE*

Приведено описание 2 новых видов сем. *Caryophyllàceae* — *Pseudosaponaria glabra* из Туркмении и *Minuartia kurilensis* с Курильских о-вов.

При просмотре вновь наклеенных гербарных материалов обнаружены 2 новых вида из семейства гвоздичных (*Caryophyllaceae*) — один с Дальнего Востока, другой из Туркмении.

1. **Pseudosaponaria glabra Ikonn. sp. nov.**

Planta annua, glabra. Caulis erectus, 60—80 cm altus in parte superiore ramosus; folia caulina 5—8 cm lg. et 1—1.5 cm lt., 3—5-nervia, lanceolata, acuminata. Inflorescentia ramosissima, pedicelli glabri, capillares 2—3 cm lg.; ex axillis foliorum superiorum oriundi; bracteae paleaceae, lineari-lanceolatae, 5—7 mm lg. et 1—1.5 mm lt. Calyx campanulato-tubulosus, 5—6 mm lg., subglaber, basi pilis solitariis notatus ad 1/4 in dentes obtusos albo-marginatos fissus. Petala oblongo-linearia, alba, calyce sesqui-usque ad duplo longiora. Capsula late ovoidea calyce sublongior. Semina 1.5 mm in diam., ovoidea, acute tuberculata. Fl. IV—V. Fr. VI.

Typus: Turcomania, Kopetdagh occidentalis ad viam inter Kzylarvat et Chodshakala ad margines agrorum, 15 VI 1954, T. Nadeshina (LE).

Paratypus. Turcomania, Kopetdagh orientalis, 35 km austro-orienteum versus ab Aschhabad, in pratis altiherbosis ad Manysch, 9 V 1963, N 163, I. Gubanov (LE, MW).

Planta endemica florae Kopetdaghi.

Affinitas. *P. villosa* (Huds.) Ikonn. proxima, sed caulibus glabris et calycibus basi pilis solitariis notatis differt.

Однолетнее голое растение. Стебель прямостоячий, 60—80 см выс., в верхней части сильно разветвленный; стеблевые листья 5—8 см дл. и 1—1.5 см шир., 3—5-жилковые, ланцетные, остроконечные. Соцветие очень рыхлое; цветоножки голые, нитевидные, 2—3 см дл., выходящие из пазух верхних линейно-ланцетных листьев, 5—7 мм дл. и 1—1.5 мм шир. Чашечка продолговато-колокольчатая, 5—6 мм дл., почти голая, с отдельными волосками при основании, надрезанная на 1/4 на тупые пленчато-окаймленные зубцы. Лепестки белые, почти вдвое длиннее чашечки, продолговатые. Коробочка широкояйцевидная, чуть длиннее чашечки. Семена яйцевидные, черные, острobугорчатые, около 1.5 мм в диам. Цв. IV—V. Пл. VI.

Тип: Туркмения. Западный Копет-Даг. По дороге из Кзыл-Арвата на Ходжа-Кала, окраина поля, 15 VI 1954, Т. Надежина (LE).

Паратип. Туркмения. Восточный Копет-Даг, в 35 км юго-восточнее Ашхабада, высокотравные луга близ Манышa, 9 V 1963, № 163, И. Губанов (LE, MW).

Эндемик Копет-Дага, обитает в высокотравьях либо на полях на их месте.

Новый вид близок к *Pseudosaponaria villosa* (Huds.) Ikonn., однако хорошо отличается от него совершенно голыми стеблями и чашечками с отдельными волосками при основании.

2. **Minuartia kurilensis Ikonn. et Barkhalov sp. nov.**

Planta perennis, a basi ramosissima, caespites plus-minus densos formans. Caules herbacei 3—4 cm alti, pilis sersum vergentibu obtecti, simplices; folia

lanceolata, 13—17 mm lg. et 1.5—2 cm lt. marginibus ciliatis (ciliis ca 1—2 mm lg.). Flores solitarii pedicellis villosis 5—8 mm longis, sepala 5—6 mm lg., late lanceolata nervo unico distincto; petala sepalis subaequilongo vellis sub longiora plerumque post antesin persistentia, 5—8 mm lg. Capsula calyce 2—2.5-plo longior, oblonga 15—18 mm lg. et 5—6 mm lt., valvis tribus dehiscens. Semina plana ca 2—2.3 mm in diam., nucleo opaco pallucide marginato (ca 0.5 mm lato). Fruct. VIII.

Typus: Rossia. Oriens Extremus, insulae Kurilenses, ins. Paramushir, sinus Schelechovi, mons Kamennik, in solo vulcanico. Fr. 17 VIII 1979. V. J. Barkhalov (VLAD; LE — isotypus).

Planta endemica florae Orientis Extremi.

Affinitas. *M. minutiflorae* (Hult.) Worosch. proxima, sed capsula 15—18 mm lg., 5—6 mm lt. (nec 9—12 mm lg., 3—3.5 mm lt.), foliis ciliatis (ciliis ca 2 mm lg.) necnon seminibus majoribus differt.

Многолетнее растение, сильно ветвистое от основания, образующее более или менее плотную дерновину. Травянистые стебли 3—4 см выс., опушенные длинными (до 2 мм) вверх направленными волосками. Листья ланцетные, 13—17 мм дл. и около 1.5—2 мм шир., с длинными (1—2 мм) реснитчатыми волосками по краю. Цветки одиночные, на волосисто-мохнатых цветоножках, 5—8 мм дл. Чашелистики широколанцетные, с 1 четкой жилкой, 5—6 мм дл. Лепестки равны чашечке или немного длиннее ее, обычно сохраняющиеся после цветения, 5—8 мм дл. Коробочки продолговатые, 15—18 мм дл. и 5—6 мм шир., в 2—2.5 раза длиннее чашечки, вскрываются створками, наполовину растрескивающиеся при созревании. Семена плоские, около 2—2.3 мм в диам., с тусклым ядром и прозрачной каймой (около 0.5 мм шир.) из блестящих пленок или выростов. Пл. VIII.

Тип: Россия. Дальний Восток, Курильские о-ва, о-ва Парамушир, бухта Шелехова, гора Каменник, на вулканических шлаках. Пл. 17 VIII 1979. В. Ю. Баркалов (VLAD; LE — изотип).

Эндемик Дальнего Востока России.

Новый вид близок к *M. minutiflora* (Hult.) Worosch., однако отличается от него величиной коробочки — 15—18 мм дл. и 5—6 мм шир. (а не 9—12 мм дл. и 3—3.5 мм шир.), длиннореснитчатыми (до 2 мм дл.) листьями и более крупными (2—2.3 мм в диам.) семенами.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 VI 1994

УДК 582.893.6

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

Е. В. Клюйков, Т. В. Лаврова

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДОВ *PLEUROSPERMUM* И *TRACHYDIUM* (*UMBELLIFERAE*)

E. V. KLJUYKOV, T. V. LAVROVA. ON SYSTEMATIC POSITION OF SOME SPECIES OF THE GENERA *PLEUROSPERMUM* AND *TRACHYDIUM* (*UMBELLIFERAE*)

На основании критического изучения комплекса морфолого-анатомических признаков пересмотрено систематическое положение 5 видов из родов *Pleurospermum* и *Trachydium*. Все виды по своему строению оказались весьма близкими к роду *Ligusticopsis* и включены в его состав. Для 3 видов предложены новые комбинации: *Ligusticopsis likiangense* (Wolff) Lavrova et Kljuykov,

L. glaucescens (Wolff) Lavrova et Kljuykov, *L. hispida* (Franch.) Lavrova et Kljuykov. Для вида *Pleurospermum veitchianum* Diels ex Wolff nom. nud. приведены диагноз и новое название — *Ligusticopsis purpurascens* Lavrova et Kljuykov. Вид *Trachydium rockii* Wolff отнесен в синонимы *Ligusticopsis hispida*.

Недостаточная проработка таксономических признаков видов приводит, с одной стороны, к ошибочному пониманию их родовой принадлежности, а с другой — к созданию родов в виде искусственных конгломератов. Это отрицательно сказывается на понимании филогении таксонов.

Примером таких искусственных конгломератов могут служить изученные нами роды *Pleurospermum* Hoffm. и *Trachydium* Lindl., содержащие в настоящем их понимании виды, относящиеся на самом деле к совершенно неродственным таксонам. Род *Pleurospermum* описан в 1814 г. Г. Ф. Гофманом с 3 близкими видами — *P. austriacum* (L.) Hoffm., *P. uralense* Hoffm. и *P. camtschaticum* Hoffm. В качестве лектотипа рода был выбран *P. austriacum*. В таком объеме этот род вполне естествен и распространен от Западной Европы по всей Сибири до Дальнего Востока и Северо-Восточного Китая. В последующие годы в составе рода было описано свыше 100 видов главным образом из Гималаев, Тибета и прилежащих районов Китая. Большинство из них, бесспорно, находятся в родстве с родом *Pleurospermum* s. l., хотя, очевидно, и принадлежат к другим близким самостоятельным родам. Некоторые из этих видов в свое время нами были отнесены к роду *Aulacospermum* Ledeb. (Клюйков и др., 1976).

Род *Trachydium* описан из Гималаев в 1836 г. J. Lindley как монотипный с единственным видом *T. roylei* Lindl. Позднее в этом роде также было описано много новых видов в регионе от Восточной Турции до Западного Китая; частично эти виды были перенесены потом в описанный H. Wolff (1925) род *Pleurospermopsis* Wolff и в род *Aulacospermum* (Клюйков и др., 1976). Однако в узком смысле в роде *Trachydium* должен быть оставлен только один типовой вид (Norman, 1938; Клюйков и др., 1976), а остальные должны быть отнесены к другим родам. Выяснение родовых границ в данной, относимой нами к *Aulacospermeae* группе должно стать предметом специального исследования.

В настоящей работе рассматривается таксономическое положение 3 видов, описанных H. Wolff и L. Diels (Wolff, 1929, 1930), в роде *Pleurospermum*: *P. likiangense* Wolff, *P. glaucescens* Wolff и *P. veitschianum* Diels ex Wolff, а также видов *Trachydium hispidum* Franch. (Franchet, 1894) и *T. rockii* Wolff (Wolff, 1929). Все эти виды были описаны с территории Китая. Однако в современной обработке флоры Китая (Shan Rheh-hwa, Sheh Meng-lan, 1979, 1985) из этих видов рассматривается только *Trachydium hispidum* (Chang Ho-tseng, 1985); вид *Pleurospermum likiangensis* цитируется в группе неизученных видов (Fu Kun-tsun, Ho Yeh-chi, 1979), а 3 остальных вида не упоминаются совсем.

Данные виды, как показало изучение типового и других гербарных материалов, полученных по обмену из крупнейших гербариев мира (GB, E, UC, US и P), резко отличаются как от исследованных, так и от близких к ним видов родов *Aulacospermum*, *Hymenolaena* DC., *Physospermopsis* в первую очередь наличием широкой комиссуры мерикарпиев (экзокарпий прерывается близ дистальных концов краевых ребер). С другой стороны, в результате детального исследования морфолого-анатомического строения изучаемых видов оказалось, что все они близки к роду *Ligusticopsis* Leute по целой совокупности признаков (слабо развитой обертке, перисторассеченным листочкам оберточки, наличию зубцов чашечки, широкой комиссуре, плоскому с комиссуральной стороны эндосперму).

Род *Ligusticopsis*, также являющийся объектом нашего исследования, был выделен G.-H. Leute (1969) из рода *Ligusticum* L. на основе исследований гималайских видов, описанных M. Franchet (1894), L. Diels (1912) и H. Wolff

(1929, 1930). Некоторые ботаники не считают этот род самостоятельным, так же как и другие роды, выделенные в разное время из состава рода *Ligusticum* (*Tilingia* Regel, *Paraligusticum* V. Tichomirov, *Rupiphila* M. Pimen. et Lavrova), и рассматривают крупный неоднородный род *Ligusticum* в традиционно широком понимании. Такой точки зрения придерживаются, например, китайские ученые Chang Ho-tseng (1985) и Pu Fa-ting (1991a, b).

Из проведенного нами на гербарном материале, включая типовой (W, WU, E, UC, LE), изучения 11 видов *Ligusticopsis* следует, что род *Ligusticopsis* имеет четкие родовые признаки, позволяющие хорошо отграничивать его от близких родов (в первую очередь от *Ligusticum* и *Angelica* L.). К таким признакам относятся наличие оберточки (иногда и обертки) из перисторассеченных листочков; наличие зубцов чашечки; сжатые со спинки мерикарпии с мало выступающими спинными и расширенными краевыми ребрами, с широкой комиссурой и несколькими секреторными канальцами в ложбинке. Такой характеристике из 14 видов, приведенных Leute (1969) для этого рода, соответствуют только 6: *Ligusticopsis scapiformis* (Wolff) Leute, *L. integrifolia* (Wolff) Leute, *L. rechingerana* Leute, *L. modesta* (Diels) Leute, *L. capillaceae* (Wolff) Leute, *L. multivittata* (Franch.) Leute, которые составляют естественную группу и, несомненно, объединены родственными связями. 3 вида нами не были изучены из-за отсутствия материала (*L. francheti* (Boiss.) Leute, *L. acuminata* (Franch.) Leute, *L. tenuisecta* (Boiss.) Leute). 5 оставшихся видов сильно отличаются от типового вида *L. rechingerana* по некоторым признакам, в частности по деталям строения соцветия, цветка и иногда плода и, по нашему мнению, должны быть исключены из состава рода *Ligusticopsis*. Вопросу об объеме этого рода будет посвящена особая работа.

Pleurospermum likiangense был описан Wolff дважды под одним и тем же названием (Wolff, 1929 : 116; 1930 : 321) на разном типовом материале. При изучении типового материала, полученного из США и Швеции (SU, UPS), выявлено, что более позднее название целиком соответствует виду *Trachydium chloroleucum* Diels, который, бесспорно, относится к роду *Pleurospermum* s. l. Типовой материал, относящийся к более раннему названию, резко отличается от *Pleurospermum* s. l. наличием широкой комиссуры мерикарпиев, которая никогда не встречается в роде *Pleurospermum* и близких к нему родах *Aulacospermum, Trachydium, Hymenolaena.* Наше исследование показало, что по многим признакам (слабо развитой обертке зонтиков, перисторассеченным листочкам оберточки, наличию зубцов чашечки, широкой комиссуре, плоскому эндосперму) этот вид относится к роду *Ligusticopsis*, в пределах которого он является самостоятельным и близким к типовому виду *L. rechingerana.* При дальнейшем изучении материала выяснилось, что к этому виду следует отнести гербарный образец № 5844, собранный J. Rock в провинции Юньнань и описанный H. Wolff (1930) под названием *Ligusticum calophlebicum* Wolff.

Ligusticopsis likiangensis (Wolff) Lavrova et Kljuykov comb. nov. — *Pleurospermum likiangense* Wolff, 1929, Feddes Repert. 27 : 116, non *P. likiangense* Wolff, 1930, Feddes Repert. 27 : 321. — *Ligusticum calophlebicum* Wolff, 1930, l. c.: 310, p. p., tantum J. Rock, N 5844.

Typus: Plantes of Yunnan, China above Mahoong Patza, 13 500 ft. alpine meadows. Yangtze watershed, prefectural district of Likiang, eastern slopes of Likiang. Snow Range. J. F. Rock, N 5953a, aug. 18, 1922 (SU!).

Вид, описанный под названием *P. likiangense* Wolff (1930 : 321), должен быть отнесен в синонимы вида *Trachydium chloroleucum* Diels.

Растение многолетнее (50—60 см выс.), с вертикальным корнем, довольно толстым (0.8—1.0 см в диам.), морщинистым, снабженным придаточными

корнями, покрытым при основании остатками черешков прикорневых листьев. Стебель одиночный, ветвящийся приблизительно от середины или в нижней трети, ребристый, полый, голый и только под соцветием и в узлах коротко опушенный. Прикорневые листья с голыми черешками, расширенными при основании в неширокое красноватое влагалище, и дважды перисторассеченными листовыми пластинками. Стеблевые листья сходны с прикорневыми, но почти без черешков, сидячие на расширенных фиолетово-окрашенных влагалищах. Листовые пластинки в очертании яйцевидные или продолговато-яйцевидные, слегка опушенные по жилкам, конечные дольки яйцевидные с остроконечиями на конце. Центральный зонтик хорошо выражен, 7—8 см в диам., с 22 шероховатыми с внутренней стороны, более или менее равными лучами, с оберткой из 7 тройчато- или перисторассеченных (иногда цельных) листочков, реснитчатых по краю и по жилкам, в 2—3 раза короче лучей зонтика. Боковые зонтики с 17 лучами и 3—5 листочками обертки. Зонтики после цветения к моменту созревания плодов сжимаются (т. е. лучи их сближаются). Зонтички 1.5—2.0 см в диам., с шероховатыми, более или менее равными лучами, с оберточкой из многих тройчато- или перисторассеченных (иногда цельных) листочков, реснитчатых по краю, равных зонтичку или слегка превышающих его. Зубцы чашечки длинные, узкотреугольные. Лепестки белые, продолговато-яйцевидные, цельные, с оттянутой и загнутой внутрь верхушкой, с секреторным канальцем. Завязи опушены редкими волосками, исчезающими к моменту созревания плодов. Незрелые плоды в очертании продолговато-яйцевидные. Подстолбия у незрелых плодов плоскоконические или подушкообразные, стилодии приблизительно в 2 раза длиннее подстолбий, торчащие вверх и расходящиеся. Мерикарпии сжатые со спинки. Краевые ребра мерикарпиев короткокрыловидные, спинные нитевидные. Реберные секреторные канальцы одиночные, в ложбинках по 2—3 канальца, на комиссуральной стороне 4—5 канальцев. Эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский.

Распространение. Вид, эндемичный для провинции Юньнань в Юго-Западном Китае. Кроме типового, известны еще 2 гербарных образца этого вида: 1) Plants of Yunnan, China. Yangtze watershed, prefectural district of Likiang, eastern slopes of Likiang. Snow Range. N 5844, May—October, 1922, J. F. Rock (описан в качестве синтипа *Ligusticum calophlebicum* Wolff) (UC!); 2) Plants of Central Yunnan, China, between Likiang and Talifu, J. F. Rock, N 6514, September, 13—18, 1922 (E!).

Растения последнего образца в отличие от типового экземпляра имеют цельные линейные листочки обертки и оберточки.

Далее приводим номенклатурные изменения для видов *Pleurospermum glaucescens, P. veitchianum* и *Trachydium hispidum*, их уточненные описания, географическое распространение и таксономические комментарии.

Вид *Trachydium rockii* оказался идентичным *T. hispidum* и включен в состав последнего в качестве синонима.

Ligusticopsis glaucescens (Wolff) Lavrova et Kljuykov comb. nov. — *Pleurospermum glaucescens* Wolff, 1929, Feddes Repert. 27 : 114.

Lectotypus: Plants of Yunnan, China. Lu Kgo: alpine meadow 12 000 ft. Yangtze watershed, prefectural district of Likiang, eastern slopes of Likiang. Snow Range. J. F. Rock, N 4516, 16 VI 1922 (SU!). — Lavrova, Kljuykov (h. l.).

Многолетнее растение с толстым каудексом, покрытым при основании остатками черешков прикорневых листьев. Стебли одиночные, ветвящиеся, голые и только под соцветием шероховатые, тонкоребристые. Листья прикорневые и стеблевые. Прикорневые листья с голыми черешками, расширенными в довольно длинное, почти стеблеобъемлющее влагалище с «ушками» наверху и трижды—четырежды перисторассеченными листовыми пластинками, голыми,

только чуть шероховатыми по жилкам. Лист делится на три доли первого порядка, сидящие на собственных черешках; дольки последнего порядка ланцетные или яйцевидные. Зонтиков несколько на одном стебле. Центральный зонтик 12 см в диам., с 24—32 шероховатыми с внутренней стороны лучами; боковые зонтики 3—5 см в диам., с 12—18 лучами, с оберткой из 1—2 перистых листочков, шероховатых по жилкам. Зонтички 0.8—2.8 см в диам., с многими шероховатыми лучами, с оберточкой из многих перистых, опушенных по жилкам листочков, превышающих зонтички. Зубцы чашечки узкотреугольные, ланцетные, длинные. Лепестки белые, обратнояйцевидные, цельные, с оттянутой и загнутой внутрь долькой, с секреторным канальцем.

Распространение. Известны только два местонахождения в провинции Юньнань (Китай).

Wolff (1926) при опубликовании вида *Pleurospermum veitchianum* не привел его описания; упоминания об этом виде нам не удалось найти ни в последующих работах Wolff (1929, 1930), ни в обработке флоры Китая (Shan Rhen-hwa, Sheh Meng-lan, 1979, 1985), ни в других источниках. Поэтому, перенося данный вид в род *Ligusticopsis* и считая название вида недействительным как nomen nudum, предлагаем описание нового вида, основанное на изучении типового образца *Pleurospermum veitchianum*.

Ligusticopsis purpurascens Lavrova et Kljuykov sp. nov. — *Pleurospermum* veitchianum Diels ex Wolff, 1926, Acta Horti Gothoburgensis, 2 : 298, nom. nud.

Planta perennis, circa 30 cm in alta, rhizomatis ramificatis, caulibus, petiolis et vaginis foliorum purpureis. Caulis simplex, sub umbella breviter scaber. Folia radicalia petiolata, petiolis ad 5 cm lg.; laminis ad 3.5 cm lg. et 2 cm lt., ambitu ovatis tripinnatisectis; lobis basalibus primariis breviter petiolulatis; lobis terminalibus lanceolatis vel lanceolato-linearibus. Folia caulina 4, vaginis oblongis amplexicaulibus. Foliorum caulinorum superiorum inflatis. Umbellae 10-radiatae, radiis aequalongis, breviter pubescentibus, ad 1.5 cm lg., involucri phyllis 5, anguste linearibus, herbaceis, integris, albo-marginulatis vel pinnatisectis, lobis anguste linearibus, breviter scabris, involucelli phyllis 6—8 herbaceis pinnatisectis, lobis anguste linearibus, breviter scabris. Umbellulae 20—25-flori. Dentes calycini evoluti. Petala alba, ad 1.3 mm lg., late obovata, apice emarginata et incurva. Stylopodia breviter conica. Vittae valleculares 2—3, commissurales 4—5. Commissura lata. Fructus maturi ignoti.

Typus: Prov. Sze-Ch'uan, reg. bor.-occid. Tsipula, ca 4000 m s. m. Harry Smith, N 4197, 5.8.1922 (Gb!).

Распространение. Вид известен только из одного местонахождения в провинции Сычуань в Китае. Кроме типового экземпляра, хранящегося в Гетеборге, по-видимому, был еще гербарный экземпляр в Гербарии Берлин-Далема, упоминавшийся Wolff (1926). Однако последний образец в настоящее время отсутствует. Очевидно, он был уничтожен во время Второй мировой войны.

Ligusticopsis hispida (Franch.) Lavrova et Kljuykov comb. nov. — *Trachydium hispidum* Franch., 1894, Bull. Soc. Phil. Paris, 8, 6 : 113. — *T. hispidum* Wolff, 1930, Feddes Repert. 27 : 329 — *Ligusticum hispidum* (Franch.) Wolff, 1933, in Hand. Mazz. Symb. Sin. 7 : 723; Chang, 1985, in Fl. Reip. Pop. Sin. 55 (2) : 249. — *L. changii* Hiroe, 1958, Umbell. Asia, 1 : 112. — *Trachydium rockii* Wolff, 1929, Feddes Repert. 27 : 123.

Typus: Yun-nan Prairies des terrain calcaire de Ki-chan, 2800 m (pries de Tali). Delavay, N 180, 10 Sept. 1884 (P!).

Растение многолетнее, до 13 см выс., вероятно, монокарпическое, со стержневым корнем. Корневая шейка густо одета волокнистыми остатками влагалищ отмерших прикорневых листьев. Стебель почти не выраженный, часто

укороченный, до 2—5 см выс. Прикорневые листья многочисленные, на черешках, до 2 см дл. Листовые пластинки 3.5—4.5 см дл. и до 1.8 см шир., в очертании яйцевидно-ланцетные, трижды перисторассеченные, с базальными первичными сегментами, почти сидячими; конечные дольки листовой пластинки до 1.8—2.0 мм дл., 0.3 мм шир., узколинейные или нитевидные, острые. Листовые пластинки, черешки, стебель под зонтиком, а также верхняя часть лучей зонтика опушены длинными белыми оттопыренными волосками. Центральный зонтик значительно крупнее боковых, с 6—8 более или менее равными лучами, до 7—10 см дл. Листочки обертки, вероятно, отсутствуют. Зонтички многоцветковые (до 40 цветков), шаровидные. Цветоножки до 5.5—6.0 мм дл., более или менее равные. Листочки оберточки многочисленные (до 16), на узких черешках, дважды—трижды тройчаторассеченные, с узкими, до 4—5 мм дл. и 0.3 мм шир., почти нитевидными, острыми, расставленными дольками. Зубцы чашечки очень неравные: один длинный, до 1.5 мм дл., узкий, почти нитевидный, а остальные значительно более короткие, шиловидные. Лепестки белые, до 1.2—1.3 мм дл., обратнояйцевидные, в основании клиновидные, с длинной, узкой, внутрь загнутой верхушкой, с несколькими или одиночными секреторными канальцами. Молодые плоды сжатые с боков. Подстолбия короткоконические; стилодии отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. Ребра валиковидные. Комиссура широкая. Секреторные канальцы в ложбинках по 1 между спинным и боковыми ребрами, по 2—3 между боковыми и краевыми ребрами, 4—6 на комиссуральной стороне мерикарпиев. Реберные секреторные канальцы довольно крупные, одиночные.

Распространение. Вид встречается в Китае (в Северо-Западном и Северном Юньнане, Западном Сычуане и Южном Тибете) в горах на высоте 2600—4500 м над ур. м.

Исследованные образцы. Plants of Yunnan, China, Yangtze watershed, prefectural district of Likiang, eastern slopes of Likiang. Snow Range. Below Mahoang Patze; 11 500 ft. J. F. Rock, N 6075, Aug. 27, 1922 (US!) — typus *Trachydium rockii* Wolff; China, Yunnan, Yangtze watershed, prefectural district of Likiang, eastern slopes of Likiang. Snow Range. J. F. Rock, N 5831, V—X 1922 (LE!) — syntypus *Trachydium hispidum* Wolff.

Примечание. Название *T. hispidum* Wolff (Wolff, 1930) незаконно, так как является омонимом *T. hispidum* Franch. (Franchet, 1894). Мы не видели типового образца, по которому Wolff описал *T. hispidum* (№ 5353), но видели в Гербарии Ботанического института РАН (LE) гербарный образец (№ 5831), собранный Rock с того же места в том же году, что и типовой образец данного вида. Указанный образец № 5831, бесспорно, принадлежит к *Ligusticopsis hispida* (= *Trachydium hispidum* Franch.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Ревизия рода *Aulacospermum* Ledeb. (*Umbelliferae—Apioideae*). 1. Границы и система рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 4. С. 75—89.

Chang Ho-tseng. Ligusticum L. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. 1985. Vol. 55 (2). P. 234—257.

Diels L. Plantae Chinensis Forrestianae // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1912. Vol. 25. P. 161—304.

Franchet M. A. Notes sur quelques Ombelliferes du Yunnan // Bull. Soc. Phil. Paris. 3 ser. 1894. Vol. 6. P. 106—146.

Fu Kun-tsun, Ho Yeh-chi. Pleurospermum Hoffm. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. 1979. Vol. 55 (1). P. 135—184.

Leute G.-H. Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). I Tl // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1969. Bd 73. S. 55—98.

Norman C. The genus *Trachydium* // J. Bot. 1938. Vol. 76 (908). P. 229—233.

Pu Fa-ting. A revision of the genus *Ligusticum* (*Umbelliferae*) in China // Acta Phytotaxonom. Sinica. 1991a. Vol. 29. N 5. P. 385—393.

Pu Fa-ting. A revision of the genus *Ligusticum* (*Umbelliferae*) in China (cont.) // Acta Phytotaxonom. Sinica. 1991b. Vol. 29. N 6. P. 525—548.

Shan Rhen-hwa, Sheh Meng-lan. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Vol. 55 (1). Pekini, 1979. 319 p.

Shan Rhen-hwa, Sheh Meng-lan. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Vol. 55 (2). Pekini, 1985. 288 p.

Wolff H. Neue Umbelliferen—Gattung aus Ostasien // Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahl. 1925. Bd 9. H. 84. S. 275—282.

Wolff H. Umbelliferae Asiaticae novae relictae. 1 // Rep. spec. nov. regni vegetab. 1929. Vol. 27. N 1-8. P. 112—128.

Wolff H. Umbelliferae Asiaticae novae relictae. 3 // Rep. spec. nov. regni vegetab. 1930. Vol. 27. N 16-25. P. 301—335.

Ботанический сад
МГУ им. М. В. Ломоносова
Москва

Получено 12 I 1994

SUMMARY

The generic status of 5 species of *Pleurospermum* Hoffm. and *Trachydium* Lindl. from China are revised. The new combinations *Ligusticopsis likiangense* (Wolff) Lavrova et Kljuykov, *L. glaucescens* (Wolff) Lavrova et Kljuykov, *L. hispida* (Franch.) Lavrova et Kljuykov are proposed. *Ligusticopsis purpurascens* Lavrova et Kljuykov sp. nov. is described as a new species, based on *Pleurospermum* veitchianum Diels ex Wolff nom. nud. *Trachydium rockii* Wolff and *Pleurospermum likiangense* Wolff (Wolff, 1930 : 321) are reduced to a synonym *Ligusticopsis hispida* (Franch.) Lavrova et Kljuykov and *Trachydium chloroleucum* Diels accordingly.

УДК 582.594.2

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

Л. В. Аверьянов

ОБЗОР ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *ORCHIDACEAE* ФЛОРЫ КАВКАЗА

L. V. AVERYANOV. REVIEW OF THE SPECIES OF THE FAMILY *ORCHIDACEAE* IN THE CAUCASUS FLORA

Приведена обработка орхидных флоры Кавказа, выполненная для «Конспекта флоры Кавказа» и публикуемая с расширенным цитированием аутентичных материалов. Всего для флоры Кавказа и Закавказья приводится 60 видов орхидных, относящихся к 21 роду.

В связи с подготовкой Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова РАН (БИН) «Конспекта флоры Кавказа» нами проведен критический обзор видов сем. *Orchidaceae*, указываемых для Кавказа и прилегающих к нему территорий. Список видов приводится с указанием их распространения по районам, принятым для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991), но публикуется здесь в несколько более расширенном варианте. Это касается главным образом более полного цитирования аутентичных образцов, выявленных нами в Гербарии БИН (LE). Роды орхидных расположены в соответствии с наиболее разработанной системой семейства (Dressler, 1981; Аверьянов, 1990а, б, 1991а, б), при этом расположение родов и видов (как и таксонов более низкого ранга) по возможности отражает их взаимное родство и возрастающую степень специализации. Встречающиеся на Кавказе 60 видов орхидных относятся к 21 роду и представляют 4 крупнейших подсемейства сем. *Orchidaceae*.

Orchidaceae Juss.

Subfam. I. *Neottioideae* Lindl.

1. *Epipactis* Zinn.
1757, Cat. Pl. Gott.: 85, nom. conserv.

1. *E. veratrifolia* Boiss. et Hohen. 1854, in Boiss. Diagn. Pl. Orient. Ser. 1, 13 : 11.

Описан из Ирана: Тип: «in faucibus March Mahal montis Elburs prope Derbend, Kotschy 27. Jun. 1843. N 401. 632» (holo — G, iso — LE!).

ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. и Вост. Азия; Тропическая Африка (Сев. Сомали).

2. *E. helleborine* (L.) Crantz, 1769, Stirp. Austr. ed. 2, 2 : 467. — *Serapias helleborine* L. 1753, Sp. Pl.: 949, p. p. quoad var. *latifolia* L. — *S. latifolia* (L.) L. 1767, Syst. ed. 12, 2 : 593. — *Epipactis latifolia* (L.) All. 1785, Fl. Pedem. 2 : 151, nom. rej.

Описан из Европы («Habitat in Europae asperis»). Лектотип (Vermeulen, 1955): Ic. «*Epipactis* foliis amplexi caulibus ovato lanceolatis labello lanceolato» (Haller, 1768, Hist. Stirp. Helv. 2, tab. 40, *1—15*).

ЗП; ЗК; ЦК; ВК: Ассо.-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Севан., Занг.; Т. Указывается для ВП: В. Ставр.; ВК: В. Сулак.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Караб. (Гроссгейм, 1940 : 252, 253; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 552; Ахундов и др., 1952 : 264, 265; Львов, 1960 : 352; Галушко, 1978 : 180; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Европа; Средиз.; Сев. (Сибирь), Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. (Казахстан), Центр. (Сев.-Зап. Китай, Сев.-Зап. Монголия) Азия; Сев. Америка.

3. *E. atrorubens* (Hoffm.) Besser, 1809, Primit. Fl. Galic. 2 : 220; Roehl. 1812, Deutschl. Fl. ed. 2, 2 : 481; Schult. 1814, Oesterr. Fl. ed. 2, 1 : 538. — *Serapias* grex *atrorubens* Hoffm. 1804, Deutschl. Fl. ed. 2, 4 : 182, stat. indef. — *Epipactis helleborine* var. *rubiginosa* Crantz, 1769, Stirp. Austr. ed. 2, 2 : 467. — *E. atropurpurea* Rafin. 1810, Caratt.: 87. — *E. rubiginosa* (Crantz) Gaudin ex Koch, 1844, Syn. Fl. Germ. ed. 2, 2 : 801.

Описан по материалам из Норвегии («Habitat in Bergsaafen et alibi in paroecia Snaafen»). Лектотип: цитируемый в протологе рисунок — Ic. «*Serapias latifolia*» (Gunnerus, 1772, Fl. Norv. 2 : 122, tab. 5, *3—6*).

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., В.-Куб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; Т. Указывается для ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Бело.-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо.-Арг. (Гроссгейм, 1940 : 253; Галушко, 1978 : 180; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Европа; Сев. Азия (Зап. Сибирь).

Для данного вида авторами переработанной флоры W. Rothmaler (Rothmaler et al., 1976, Exkursionsfl. 4 : 630; id. 1982, ibid.: 630) приводятся комбинации *E atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Schult. и *E. atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Besser. Описания указанного вида в работах J. Bernhardi нам обнаружить не удалось.

4. *E. persica* (Soó) Nannfeldt, 1946, Bot. Not. 1946 : 11, 21. — *Helleborine* persica Soó, 1927, Feddes Repert. 24 : 36.

Описан из Ирана. Синтипы: «Persia: Sultanabad (Strauss); Elburs pr. Derbent (Kotschy [1843], N 921)». Лектотип: «Sultanabad, in prov. Hamadan, Strauss» (JE).

Указывается для ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Занг. (Торосян, 1986а: 684). Экземпляров этого вида с территории Кавказа мы не видели.

Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Ирак, сев. Иран, Афганистан, зап. Пакистан).

5. *E. microphylla* (Ehrh.) Sw. 1800, Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. n. ser. 21 : 232. — *Serapias microphylla* Ehrh. 1789, Beitr. Naturk. 4 : 42.

Описан из Германии («Habitat in sylvis montanis Electoratus Brunsvico-Luneburgici»). Лектотип: «in monte Deister, Ehrhart» (W).

СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Адж.; ВЗ: Мург.-Муровд.; Т. Указывается для ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗ: Занг. (Гроссгейм, 1940 : 253; Ахундов и др., 1952 : 265; Торосян, 1986б : 607).

Европа (кроме сев. и вост.); Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Иран).

6. *E. palustris* (L.) Crantz, 1769, Stirp. Austr. ed. 2, 2 : 462. — *Serapias helleborine* var. *palustris* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 950. — *S. palustris* (L.) Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8, N 3.

Описан из Европы («Habitat in Europae asperis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1057/1» (BM).

ЗП; ВП; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н.-Кур.; ЮЗЗ: Месх. Указывается для ЗК: В.-Куб.; ЗЗ: Инг.-Рион. (Гроссгейм, 1940 : 253; Галушко, 1978 : 180; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Европа; Юго-Зап. (сев. Ирак, Турция, сев. Иран), Сев. (Сибирь), Ср. (Сев.-Вост. Казахстан), Центр. (Сев. Китай, Зап. Монголия) Азия.

2. *Cephalanthera* Rich.
1817, Orch. Eur. Annot.: 121.

1. *C. kurdica* Bornm. et Kraenzl. 1895, Bull. Herb. Boiss. 3 : 143. — *C. floribunda* Woronow, 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 10 : 22. — *C. epipactoides* auct. non Fisch. et Mey.: Невский, 1935, Фл. СССР, 4 : 631; Гроссгейм, 1940, Фл. Кавк. 2, 2 : 249; он же, 1949, Опр. раст. Кавк.: 646.

Описан из Ирака. Тип: «Kurdistania: (Assyria orient.) In montis Kuh Setin reg. infer. ad pagum Schaklava (ditionis Erbil.), 1100—1200 m, 27 V 1893, Bornmueller, N 1833» (holo — B, iso — JE, LE!).

СЗЗ: Анап.-Гел.; ЮЗ: Мегр.-Зан. Указывается для ВЗ: Караб.; ЮЗ: Занг. (Ахундов и др., 1952 : 261; Торосян, 1986а : 683, 684).

Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Ирак, зап. Иран).

2. *C. rubra* (L.) Rich. 1817, Orch. Eur. Annot.: 38. — *Serapias rubra* L. 1767, Syst. ed. 12, 2 : 594.

Описан из Европы. Лектотип: «Hb. Burser, 10 : 45» (UPS).

ЗП; ЗК; ЦК: В.-Кум., Малк.; ВК: Ассо.-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗЗ; Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указывается для ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Тер.; ВК: В. Сулак.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан. (Гроссгейм, 1940 : 250; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 553, 554; Сахокиа, Хуцишвили, 1975 : 166; Галушко, 1978 : 178; Торосян, 1986б : 608; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Европа (кроме сев.-вост.); Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Иран).

3. *C. damasonium* (Mill.) Druce, 1906, Ann. Scott. Nat. Hist. 60 : 225. — *Serapias damasonium* Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8, N 2. — *S. grandiflora* L. 1767, Syst. ed. 12, 2 : 594, nom. illeg. superfl. — *Epipactis alba* Crantz, 1769, Stirp. Austr. ed. 2, 2 : 460. — *Serapias lonchophyllum* L. f. 1781, Suppl. Pl.: 405. — *S. pallens* Jundz. 1791, Fl. Lithuan.: 268, nom. invalid. — *Cephalanthera pallens* (Jundz.) Rich. 1817, Orch. Eur. Annot.: 38. — *C. grandiflora* (L.) S. F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2 : 210; Bab. 1843, Man. Brit. Bot.: 296. — *C. alba* (Crantz) Simonkai, 1886, Enum. Fl. Trans.: 504. — *C. lonchophyllum* (L. f.) Reichenb. f. 1851, Ic. Fl. Germ. 13-14, tab. 119 (sub tab.): 136 (in syn.). — *C. lonchophyllum* (L. f.) Mansf. 1938, Feddes Repert. 43 : 238, comb. superfl.

Описан по материалам из Англии («in Stoken Church woods in Oxfordshire, and in several parts of Westmoreland and Lancashire»). Тип не указан (BM?).

ЗП; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В.-Куб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., ЮЗ: Занг., Ю. Караб. Указывается для ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: Малк.; ВК: Ассо.-Арг., В. Сулак.; ЮЗ: Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1940 : 252; Галушко, 1978 : 178; Торосян, 1986б : 607, 608; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Европа (кроме сев.-вост.); Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Иран).

4. *C. longifolia* (L.) Fritsch, 1888, Österr. Bot. Zeitschr. 38 : 81. — *Serapias helleborine* var. *longifolia* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 950. — *S. longifolia* (L.) Huds. 1762, Fl. Angl.: 341, quoad nom. — *S. xiphophyllum* L. f. 1781, Suppl. Pl.: 404. — *Cephalanthera ensifolia* Rich. 1817, Orch. Eur. Annot.: 38. — *C. xiphophyllum* (L. f.) Reichenb. f. 1851, Ic. Fl. Germ. 13-14 : 135.

Описан из Европы («Habitat in Europae asperis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1057/4» (BM).

ЗП: Аз.-Куб.; ЗК; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт., ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указывается для ЦК: Малк.; ВК: Ассо.-Арг.; В. Сулак.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ВЗ: Ширв. (Гроссгейм, 1940 : 250; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 554; Львов, 1960 : 352; Галушко, 1978 : 179).

Европа (кроме сев.-зап.); Средиз.; Юго-Зап., Ср., Центр. и Вост. Азия.

5. *C. caucasica* Kraenzl. 1931, Feddes Repert. (Beih.), 65 : 67. — *C. acuminata* Ledeb. 1853, Fl. Ross. 4 : 78, non Lindl. 1840.

Описан из Закавказья. Тип: «In silvis montis Talüsch. pr. pagum Swant. Hohenacker, N 2740» (holo — LE!, iso — LE!).

ВЗ: Ширв.; ЮЗ: Занг., Ю. Караб.; Т. Указывается для ВК: Ман.-Самур.; ВЗ: Алаз.-Агрич. (Гроссгейм, 1940 : 250, 252; Ахундов и др., 1952 : 262).

Эндемик Кавказа.

3. *Limodorum* Boehm.

1760, in Ludwig, Def. Gen. Pl.: 358, nom. conserv.

1. *L. abortivum* (L.) Sw. 1799, Nova Acta Soc. Sci. Upsal. 6 : 80. — *Orchis abortiva* L. 1753, Sp. Pl.: 943. — *Centrosis abortiva* (L.) Sw. 1814, Summa Veget. Scand.: 32.

Описан по материалам из Франции, Швейцарии, Англии и Италии («Habitat in Gallia, Helvetia, Anglia, Italia»). Лектотип: «Hb. Linn. 1054/43» (BM).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Кум.; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ю. Караб.; Т. Указывается для ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп.-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Лори; ВЗ: Иорск.-Шек., Н. Кур. (Гроссгейм, 1940 : 254; Ахундов и др., 1952 : 266, 267; Галушко, 1978 : 180; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Центр. и Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Ирак, сев. и зап. Иран).

4. *Listera* R. Br.

1813, in Ait. et Ait. f. Hortus Kew. ed. 2, 5 : 201, nom. conserv.

1. *L. ovata* (L.) R. Br. 1813, in Ait. et Ait. f. Hortus Kew. ed. 2, 5 : 202. — *Ophrys ovata* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 946.

Описан из Европы («Habitat in Europae subhumidis pratis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1056/10» (BM).

ЗП; ВП; В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК: Ассо.-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Ю. Караб.; Т. Указывается для ЗК: В.-Куб.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх. (Гроссгейм, 1940 : 255; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 549, 550; Ахундов и др., 1952 : 268, 269; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Европа; Сев., Юго-Зап. и Вост. Азия; Сев. Америка.

2. *L. cordata* (L.) R. Br. 1813, in Ait. et Ait. f. Hortus Kew. ed. 2, 5 : 201. — *Ophrys cordata* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 946.

Описан из Сев. Европы («Habitat in Europae frigidae sylvis humentibus»). Лектотип: «Hb. Linn. 1056/11» (BM).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В.-Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх. Указывается для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Кум. (Гроссгейм, 1940 : 255; Галушко, 1978 : 178).

Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция) и Вост. Азия; Сев. Америка.

Указание этого вида для ВЗ во Флоре СССР (Невский, 1935 : 613) пока гербарными образцами не подтверждено и остается сомнительным.

5. *Neottia* Guett.

1754, Hist. Acad. Sci. Paris, 1750, Mem.: 374, nom. conserv.

1. *N. nidus-avis* (L.) Rich. 1817, Orch. Eur. Annot.: 37. — *Ophrys nidus-avis* L. 1753, Sp. Pl.: 945.

Описан по материалам из Швеции, Германии и Франции («Habitat in Sueciae, Germaniae, Galliae nemoribus»). Лектотип: «Hb. Linn. 1056/1-3» (BM).

ЗП; ЗК; ЦК: В. Тер.; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Севан., Мегр.-Занг.; Т. Указывается для ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Занг. (Гроссгейм, 1940 : 256; Ахундов и др., 1952 : 269; Галушко, 1978 : 178; Торосян, 1986б : 608; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Европа; Средиз.; Сев. и Юго-Зап. Азия (Турция, сев. и зап. Иран).

6. *Goodyera* R. Br.
1813, in Ait. et Ait. f. Hortus Kew. ed. 2, 5 : 197.

1. *G. repens* (L.) R. Br. 1813, in Ait. et Ait. f. Hortus Kew. ed. 2, 5 : 198. — *Satyrium repens* L. 1753, Sp. Pl.: 945.

Описан по материалам из Швеции, Англии, Сибири и Швейцарии («Habitat in Sueciae, Angliae, Sibiriae, Helvetiae sylvis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1055/7» (BM).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В.-Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо.-Арг., Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах. Указывается для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Кум.; ВК: В. Сулак.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1940 : 256; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 557, 558; Дмитриева, 1959 : 362; Галушко, 1978 : 178).

Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, сев. и сев.-зап. Иран), Ср., Центр. и Вост. Азия; Сев. Америка.

7. *Spiranthes* Rich.
1817, Orch. Eur. Annot.: 20, nom. conserv.

1. *S. spiralis* (L.) Chevall. 1827, Fl. Gen. Env. Paris, 2 : 330. — *Ophrys spiralis* L. 1753, Sp. Pl.: 945. — *O. autumnalis* Balb. 1801, Elench.: 96. — *Spiranthes autumnalis* (Balb.) Rich. 1817, Orch. Eur. Annot.: 37.

Описан по материалам из Италии, Франции и Англии («Habitat in Italiae, Galliae, Angliae graminosis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1056/8» (BM).

ЗЗ; Т.

Атл., Центр. и Южн. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Сирия, Турция, сев. Иран).

Subfam. II. *Orchidoideae*

8. *Herminium* Guett.
1754, Hist. Acad. Sci. Paris, 1750, Mem.: 374.

1. *H. monorchis* (L.) R. Br. 1813, in Ait. et Ait. f. Hortus Kew. ed 2, 5 : 191. — *Ophrys monorchis* L. 1753, Sp. Pl.: 947.

Описан из Европы («Habitat in Europae pratis uliginosis»).

ЦК; ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. Указывается для ЗК: Уруп.-Теб., В.-Куб. (Гроссгейм, 1940 : 246; Галушко, 1978 : 180, 181; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Европа; Сев., Ср., Центр. и Вост. Азия.

9. *Coeloglossum* C. Hartm.
1820, Handb. Scand. Fl.: 329.

1. *C. viride* (L.) C. Hartm. 1820, Handb. Scand. Fl.: 329. — *Satyrium viride* L. 1753, Sp. Pl.: 944.

Описан из Европы («Habitat in Europae frigidioris asperis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1055/3» (BM).

ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ; Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг., Ю. Караб.; Т. Указывается для ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗЗ:

Рион.-Квир.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1940 : 247; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 559).

Европа; Азия (холодные и умеренные области, а также горные районы субтропической зоны); Сев. Америка.

10. *Platanthera* Rich.
1817, Orch. Eur. Annot.: 20, 26, 35, nom. conserv.

1. *P. bifolia* (L.) Rich. 1817, Orch. Eur. Annot.: 35. — *Orchis bifolia* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 939.

Описан из Европы («Habitat in Europae pascuis asperis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1054/15» (BM).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК, ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; Т. Указывается для ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Адаг.-Пшиш.; СЗЗ: Анап.-Гел. (Гроссгейм, 1940 : 248; Галушко, 1978 : 181).

Европа; Юго-Зап. (Турция, сев. Сирия, сев. Иран), Сев. и Центр. Азия.

2. *P. chlorantha* (Custor) Reichenb. 1829, in Moessler, Handb. Gewächsk. ed. 2: 1565. — *Orchis chlorantha* Custor, 1827, in Steinmueller, Neue Alp. 2 : 401.

Описан из Швейцарии (sec. Reichenb. 1829, l. c.: «nicht selten in Tannengeholzen des Unter-Rheinthales der an dasselbe strassenden Gemeinden Appenzells auch um St. Gallen, Steinmueller»).

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ (кроме Н. Кур.); ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Нах., Занг., Ю. Караб. Указывается для ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Мегр.-Зан.; Т (Гроссгейм, 1940 : 249; Ахундов и др., 1952 : 260; Торосян, 1986б : 609).

Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Ирак, сев. Иран).

11. *Gymnadenia* R. Br.
1813, In Ait. et Ait. f. Hortus Kew. ed. 2, 5 : 191.

1. *G. conopsea* (L.) R. Br. 1813, in Ait. et Ait. f. Hortus Kew. ed. 2, 5 : 191. — *Orchis conopsea* L. 1753, Sp. Pl.: 942.

Описан из Европы («Habitat in Europae pratis montosis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1054/40» (BM).

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ (кроме Н. Кур.); ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Европа; Азия (умеренные области, а также горные районы субтропической зоны).

Для флоры Кавказа, кроме типового подвида, иногда указывается также *G. conopsea* subsp. *densiflora* (Wahl.) Camus, 1908, Monogr. Orch. Eur.: 327. — *Orchis densiflora* Wahl. 1806, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 27 : 68 (Смольянинова, 1976 : 35). На наш взгляд, этот трудно различимый в гербарном состоянии таксон распространен преимущественно в Центральной и Восточной Европе, а на Кавказе не встречается. В альпийском и субальпийском поясах гор вид *G. conopsea* практически на всем протяжении своего ареала представлен миниатюрными формами с короткоцилиндрическими или почти головчатыми соцветиями и более яркими цветками. Для таких растений предложены названия *G. conopsea* var. *alpina* Turcz. ex Reichenb. f. 1851, Ic. Fl. Germ. 13-14 : 115, tab. 73, *1, 3*. — *G. conopsea* subsp. *alpina* (Turcz. ex Reichenb. f.) Janchen ex Soó, 1969, Ann. Univ. Budapest. (Biol.), 11 : 60. — *G. alpina* (Turcz. ex Reichenb. f.) Czer. 1981, Сосуд. раст. СССР: 310. Отличия этих форм от форм типового подвида обусловлены, по-видимому, чисто модификационной изменчивостью, ввиду чего мы не придаем им определенного таксономического ранга.

12. *Dactylorhiza* Necker ex Nevski.
1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4 : 332.

1. *D. incarnata* (L.) Soó, 1962, Nom. Nov. Gen. Dactylorh.: 3. — *Orchis incarnata* L. 1755, Fl. Suec. ed. 2: 312.

Описан из Швеции. Лектотип: «Hb. Linn. 1054/33» (BM).

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Уруп.-Теб., В.-Куб.; ЦК: В. Кум.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур. Указывается для ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо.-Арг. (Гроссгейм, 1940 : 242; Галушко, 1978 : 183; Танфильев, Кононов, 1987 : 30).

Европа; Сев. (Зап. Сибирь, юг Вост. Сибири), Вост. (Монголия, Китай) Азия.

2. *D. cataonica* (Fleischm.) Holub, 1964, Preslia, 36, 3 : 252. — *Orchis cataonica* Fleischm. 1914, Ann. Nat. Mus. (Wien), 28 : 34.

Описан из Турции. Тип: «Feuchter Rasen bei der Quelle Terk auf dem Ak Dagh zwischen Kjachta und Malatja, Kalk, 2400 m, 17 VII 1910, N 2367», sine coll. (?).

ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Занг.

Юго-Зап. Азия (Турция).

3. *D. euxina* (Nevski) Czer. 1981 (19 Feb.), Сосуд. раст. СССР: 308; H. Baumann et Kuenkele, 1981 (1 Aug.), Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Würth. 13, 2 : 235. — *Orchis euxina* Nevski, 1935, Фл. СССР, 4 : 709. — *O. monticola* Klinge subsp. *caucasica* Klinge, 1898, Dactylorch. Monogr. Prodr. (seors. expr.): 35. — *O. caucasica* (Klinge) Medw. 1919, Тр. Тифл. бот. сада, 18, 2 : 476, non Regel, 1869. — *O. caucasica* var. *markowitschii* Soó, 1926, Notizbl. Bot. Gart. Berlin, 9, 89 : 909. — *Dactylorhiza markowitschii* (Soó) Aver. 1983, Бот. журн. 68, 7 : 893.

Описан по материалам с Кавказа, Закавказья и Малой Азии («Caucasus, Transcaucasia, Asia minor»). Лектотип (Аверьянов, 1983): «Caucasus, inter Wladikawkas et Tiflis, Beidara, in turfosis, 21 VIII 1861, № 1240, Ruprecht» (LE!).

ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ, ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран).

4. *D. merovensis* (Grossh.) Aver. 1983, Бот. журн. 68, 7 : 894. — *Orchis merovensis* Grossh. 1928, Beih. Bot. Centralbl. 44 : 207. — *Dactylorhiza umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski var. *longibracteata* Renz, 1978, in Rech. f. Fl. Iran. 126 : 131.

Описан из северо-западного Ирана (окр. Тебриза). Тип: «In jugo Mesnaudagh prope st. viae ferr. Fam, 2300 m; ad ripam rivulis. Fl. 20 VI [Grossh.?]». Местонахождение типа неизвестно.

ВК: Кубин., ЮЗ: Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев. Иран).

5. *D. chuhensis* Renz et Taub. 1984, Fl. Turkey, 8 : 550, 564. — *D. renzii* Aver. 1983, Бот. журн. 68, 7 : 893, non H. Baumann et Kuenkele, 1981.

Описан из восточной Турции. Тип: «inter Başkale et Hoşap E. jugo Cuhgedigi, 25 km a finibus Persiae, 2200—2300 m, in paludibus, Renz, N 10972» (Hb. Renz).

ЮЗ: Севан.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция).

6. *D. salina* (Turcz. ex Lindl.) Soó, 1962, Nom. Nov. Gen. Dactylorh.: 4. — *Orchis salina* Turcz. ex Lindl. 1835, Gen. Sp. Orch. Pl.: 259. — *O. sanasunitensis* auct. caucas. non Fleischm.: Невский, 1935, Фл. СССР, 4 : 715, 716; Гроссгейм, 1940, Фл. Кавк. 2, 2 : 244; он же, 1949, Опр. раст. Кавк.: 645; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941, Фл. Грузии, 2 : 575; Ахундов и др., 1952, Фл. Азербайджана, 2 : 254, 255; Дмитриева, 1959, Опр. раст. Аджарии: 359; Львов, 1960, Опр. раст. Дагестана: 351; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 183, и др.

Описан из Забайкалья («Hab. in Sibiria, in locis subsalsis prope pagum Uburun...»). Лектотип (Аверьянов, 1983): «In pratis humidis Dahuriae, 1832, Turczaninow» (LE!, iso — LE!).

ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Севан.; Нах., Занг., Ю. Караб. Указывается (под названием *Orchis sanasunitensis*) для ЗК: В.-Куб.; ЦК: В. Кум.; ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; Т (Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 575; Ахундов и др., 1952 : 254, 255; Галушко, 1978 : 183).

Сев. (юг Вост. Сибири), Ср. (Таджикистан, Киргизия, Вост. Казахстан), Центр. (Монголия, Сев.-Вост. Китай) Азия.

7. *D. urvilleana* (Steudel) Baumann et Kuenkele, 1981, Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Würth. 13, 2 : 240. — *Orchis urvilleana* Steudel, 1841, Nomencl. ed. 2, 2 : 225. — *O. saccata* D'Urv. 1822, Enum. Pl. Ins. Ponti Eux.: 119, non Ten. 1811. — *O. triphylla* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 283, non Spreng. 1826. — *O. lancibracteata* C. Koch, 1849, l. c.: 284. — ? *O. affinis* C. Koch, 1849, l. c.: 284. — *O. basilica* subsp. *cartaliniae* Klinge, 1898, Dactylorch. Monogr. Prodr. (seors. expr.): 50.[1] — *O. maculata* var. *brotheri* Somm. et Levier, 1900, Acta Horti Petropol. 16 : 419. — *O. pontica* Fleischm. et Handel-Mazzetti, 1909, Ann. Nat. Mus. (Wien), 23, 1-2 : 208. — *O. amblyoloba* Nevski, 1935, Фл. СССР, 4 : 707.[2]

Описан из Абхазии: «...in umbrosis Colchidis». Лектотип (Baumann, Kuenkele, 1981): «Soukoum (Suchumi) in Colchide, vi 1820, J. Dumont D'Urville» (P).

ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ (кроме Н. Кур.); ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Ю. Караб. Указывается для ВП: Тер.-Кум.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан.; Т (Гроссгейм, 1940 : 243; Ахундов и др., 1952 : 253, 254).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран).

8. *D. flavescens* (C. Koch) Holub, 1976, Folia Geobot. Phytotax. 11, 1 : 83. — *Orchis flavescens* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 281. — *O. tenuifolia* C. Koch, 1849, l. c.: 281. — *O. mediterranea* subsp. *georgica* Klinge, 1898, Dactylorch. Monogr. Prodr. (seors. expr.): 20.[3] — *D. ruprechtii* Aver. 1983, Бот. журн. 68, 4 : 537.[4]

Описан из Закавказья («Im untern Kaukasus in Waldern auf Trachyt und Porphyr, c. 3000′ hoch»). Тип, видимо, не сохранился.

ЗК: В.-Куб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ (кроме Н. Кур.); ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указывается для ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб. (Гроссгейм, 1940 : 242; Галушко, 1978 : 184; Танфильев, Кононов, 1987 : 30).

Юго-Зап. (вост. Турция, сев. Ирак, сев.-зап. Иран), Ср. (Туркмения: Копетдаг) Азия.

---

[1] Лектотип *O. basilica* subsp. *cartaliniae*: «Caucasus. In Cartaliniae sylvis. N 65, 16 V 1830, Szovits» (LE!, iso — LE!).

[2] Тип *O. amblyoloba*: «Transcaucasia, Georgia, prov. Tiflis, distr. Borzhom, prope pagum Bakuriani, 1500 m; in silva, 26 VII 1925, leg. V. Kozlovsky» (LE!, iso — LE!).

[3] Лектотип *O. mediterranea* subsp. *georgica* Klinge: «Kaukasus. Somchetia. In montium silvaticis secus amnem Maschaveri et Chram. N 37, 4 IV 1829, Szovitz» (LE!, iso — LE!).

[4] Тип *D. ruprechtii*: «Caucasus, inter Wladikawkas et Tiflis, Kaischaur, 910 hexap., in pratis turfosis, 11 V 1861, Ruprecht» (LE!).

9. *D. iberica* (Bieb. ex Willd.) Soó, 1962, Nom. Nov. Gen. Dactylorh.: 3. — *Orchis iberica* Bieb. ex Willd. 1805, Sp. Pl. 4: 25.

Описан из Восточного Закавказья («Habitat in Iberia. Marschall ab Biberstein»). Синтипы: «Habitat in Iberia, Hb. Willd. 16 829» (B-Willd.); «Ex montibus Schirvanicis, 1796, Bieb.» (LE!).

ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб. Указывается для ЗП: З. Ставр.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Ширв. (Гроссгейм, 1940 : 242; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 573; Ахундов и др., 1952 : 252; Танфильев, Кононов, 1987 : 30).

Юго-Вост. Европа (вост. Греция, юго-вост. Болгария, Крым); Средиз.; Юго-Зап. Азия (Ливан, Сирия, Палестина, сев. Ирак, Турция, сев. и зап. Иран).

Почти все виды рода *Dactylorhiza* на Кавказе легко гибридизируют между собой с образованием более или менее нормально жизнеспособных гибридов, обладающих промежуточными морфологическими признаками.

13. *Orchis* L.

1753, Sp. Pl. 2 : 939; idem, 1754, Gen. Pl. ed. 5: 405.

1. *O. palustris* Jacq. 1787, Collect. Bot. 1 : 75. — *O. elegans* Heuffel, 1835, Flora, 18 : 250. — *O. pseudolaxiflora* Czerniak. 1941, Фл. Узбек. 1 : 525, 545, табл. 77, 2.[5] — *O. laxiflora* auct. non Lam.: Гроссгейм, 1940, Фл. Кавк. 2 : 240.

Описан из Австрии: «In pratis Austriae palustribus, imprimis circa Himberg, Jacquin». Местонахождение типа неизвестно.

ВК: Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Нах.; Т. Указывается для ЗЗ: Абх., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗ: Ерев., Севан., Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1940 : 240; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 566, 567).

Зап., Южн. и Центр. Европа; Юго-Зап. и Ср. Азия.

2. *O. coriophora* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 940. — *O. fragrans* Pollini, 1811, Elem. Bot. Comp. 2 : 155. — *O. cassidea* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 600.[6]

Описан из Южной Европы («Habitat in Europae australioris pascuis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1054/18» (BM).

ЗК; ЦК; ВК: Ассо.-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т. Указывается для ВК: Кубин.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах. (Гроссгейм, 1940 : 236; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 567; Ахундов и др., 1952 : 247, 248; Косенко, 1970 : 542; Торосян, 1986б : 608, 609).

Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия.

3. *O. morio* L. 1753, Sp. Pl.: 940.

Описан из Европы («Habitat in Europae nemoribus»). Лектотип: «Hb. Linn. 1054/19» (BM).

На Кавказе только один подвид.

3a. *O. morio* subsp. *picta* (Loisel.) K. Richt. 1890, Pl. Eur. 1 : 265. — *O. picta* Loisel. 1827, Mem. Soc. Linn. Paris, 6 : 431. — *O. morio* var. *caucasica* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 280.

---

[5] Лектотип *O. pseudolaxiflora*: «Herbarium Florae Asiae Mediae..., N 348. Montes meridionales: Tian-schan occidentalis. In paludosis loci Kara-kamysch dicti haud procul ab urbe Taschkent. 1926 V 21. fl. Leg. Popov et Vvedensky» (LE!, iso — LE!).

[6] Тип *O. cassidea*: «In Tauriae meridionalis udis, circa Autkam obvia» (LE!).

Описан из Франции. Тип: «aux environs de Toulon, M. Robert» (AV?).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк., ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах., ЮЗ: Ю. Караб.; Т. Указывается для ЗП: Аз.-Куб.; ВП: Тер.-Кум.; ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо.-Арг., В. Сулак.; ЗЗ: Адж. (Гроссгейм, 1940 : 234; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 569, 570; Дмитриева, 1959 : 358; Львов, 1960 : 250; Галушко, 1978 : 185; Танфильев, Кононов, 1987 : 30).

Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Ирак, Иран).

4. *O. papilionacea* L. 1759, Systema, ed. 10: 1242. — *Vermeulenia papilionacea* (L.) A. Löve et D. Löve, 1972, Acta Bot. Neerl. 21 : 554.

Описан предположительно из Европы без точного указания местонахождения. Лектотип: «Hb. Linn. 1054/29, 30» (BM).

На Кавказе только один подвид, отличающийся от экземпляров типового подвида более мелкими цветками и цилиндрическим, заостренным на верхушке шпорцем.

4a. *O. papilionacea* subsp. *schirvanica* (Woronow) Soó, 1928, Rev. Orch. Südosteur. Südwestas.: 36. — *O. schirvanica* Woronow, 1909, Изв. Кавк. муз. 4 : 263. — *O. caspia* Trautv. 1873, Acta Horti Petropol. 2 : 484.[7] — *O. papilionacea* var. *bruhnsiana* Gruner, 1868, Pl. Bakuens. Bruhnsii: 74. — *O. bruhnsiana* (Gruner) Grossh. 1928, Фл. Кавк. 1 : 263. — *O. papilionacea* subsp. *bruhnsiana* (Gruner) Soó, 1932, in Keller et Schlechter, Monogr. Ic. Orch. Eur. 2 : 136.

Описан из окр. Баку. Тип: «Шародильский подъем; Шемахинский уезд, Бакинская губерния. 2 V 1908, Schelkovnikov et Woronow» (iso — LE!). Паратипы: «Gub. Baku, Distr. Geokczai, ad. p. Ivanovka, 14, 15 apr. 1902, Alexeenko» (LE!); «Gub. Baku, Distr. Geokczai. Ad. p. Karamarjan. 18 IV 1902, Alexeenko» (LE!, W); «Бакинск. губерния, Шемахинский у., Шародильский подъем. 2 V 1908, Ю. В.» (LE!).

ВК: Кубин.; ВЗ (кроме Н. Кур.); ЮЗ: Ю. Караб. Указывается для ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; Т (Гроссгейм, 1940 : 235; Ахундов и др., 1952 : 246, 247; Галушко, 1978 : 184).

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

5. *O. collina* Banks et Sol. 1794, in Russell, Aleppo, ed. 2, 2 : 264. — *O. saccata* Ten. 1811, Fl. Nap. 1, Prodr.: 53. — *O. fedtschenkoi* Czerniak. 1922, Not. Syst. (Leningrad), 3 : 147.[8] — *Vermeulenia saccata* (Ten.) A. Löve et D. Löve, 1972, Acta Bot. Neerl. 21 : 554.

Описан из северо-западной Сирии («...environs of Aleppo...»). Местонахождение типа неизвестно.

На Кавказе только один подвид.

5a. O. collina subsp. chlorotica (Woronow) Aver. comb. nov. — *O. chlorotica* Woronow, 1909, Изв. Кавк. муз. 4 : 265. — *O. papilionacea* subsp. *chlorotica* (Woronow) Soó, 1928, Rev. Orch. Südosteur. Südwestas.: 36.

---

[7] Лектотип *O. caspia*: «Baku, Eichler, 1871» (LE!); паратип: «Astrabad, N 65, sine coll.» (LE!).

[8] Лектотип *O. fedtschenkoi*: «Закаспийская обл., Каракалинское приставство, г. Туутли-бил. Спуск с пер. Батыин-Гядын к горам Кун-Далян. 4300′. 6 IV 1916. Е. Г. Черняковская, № 424» (LE!).

Описан из Восточного Закавказья. Тип: «Prov. Elisabethpol, distr. Areš ... ad ripam dextram fl. Aldžigăn-čai prope Geok-tapa. 2 (15) V 1909, A. Schelkownikow» (LE!, iso — LE!).

ВК: Ман.-Самур.; ВЗ: Н. Кур.

Эндемик.

Встречающийся на Кавказе узкоэндемичный *O. collina* subsp. *chlorotica* отличается от типового подвида зеленоватыми цветками и заостренным на верхушке шпорцем. На крайнем же востоке своего ареала, в горах Западного Копетдага, *O. collina* представлен подвидом **O. collina subsp. fedtschenkoi** (Czerniak.) Aver. comb. nov. — *O. fedtschenkoi* Czerniak. 1922, Not. Syst. (Leningrad), 3 : 147. От экземпляров типового подвида туркменские растения отличаются меньшими размерами и фиолетовыми цветками.

6. *O. mascula* (L.) L. 1755, Fl. Suec. ed. 2: 310. — *O. morio* var. *mascula*, 1753, Sp. Pl. 2 : 241. — ? *O. pinetorum* Boiss. et Kotschy, 1882, in Boiss. Fl. Orient. 5 : 68. — *O. wanjkowii* E. Wulf, 1930, Фл. Крыма, 1, 3 : 97.[9]

Описан из Европы («Habitat in Europae nemoribus»). Лектотип: «Hb. Linn. 1054/20» (BM).

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Европа; Средиз.; Сев. (Южн. Урал), Юго-Зап. Азия.

На юго-востоке своего распространения вид *O. mascula* представлен формами с более светлыми цветками и более рыхлым соцветием. Эти растения в отличие от «западных» экземпляров обычно не имеют пятен на листьях. Нередко эту расу рассматривают в ранге подвида *O. mascula* subsp. *pinetorum* (Boiss. et Kotschy) E. G. Camus, 1908, Monogr. Orch. Eur.: 156 с лектотипом (Renz, Taubenheim, 1984): «in sylvis subalpinis montium Kassan Oghlu Ciliciae orientalis ad pagum Gorumse (Gorumse prope Feke), 1645 m, Kotschy» (G). Цветки же аутентичного экземпляра *O. pinetorum*, обнаруженные нами в Гербарии БИН: «Theodor Kotschy. Iter cilicico-kurdicum 1859. Plantae in montibus Kassan Oghlu ad pagum Gorumse lectae. N 71...alt. 5400'. Die 13 Maii.» (iso — LE!), имеют глубоко рассеченную губу с тонкими, почти ланцетными боковыми долями. Растение это не может быть отнесено к *O. mascula*, а скорее всего представляет собой трудноопределимый (из-за плохой сохранности) гибрид, морфологически уклоняющийся в сторону *O. purpurea*. До изучения лектотипа *O. pinetorum*, выбранного J. Renz и G. Taubenheim (1984), мы отождествляем этот таксон с *O. mascula* с вполне понятным сомнением.

7. *O. pallens* L. 1771, Mant. Pl. Alt.: 292. — *O. pseudopallens* C. Koch, 1846, Linnaea, 19 : 13, non Tod. 1842.

Описан из Европы («Habitat in Europae sylvosis»). Местонахождение типа неизвестно (UPS?).

ЗЗ: Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; Т. Указывается для ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Караб. (Гроссгейм, 1940 : 240; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 568, 569; Ахундов и др., 1952 : 251).

Центр. и Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

8. *O. provincialis* Balb. ex DC. 1806, in Lam. et DC. Syn. Pl. Fl. Gall.: 169.

Описан из Франции («in Galloprovinciam ad sylvam de l'Estrelle. Balbis»). Местонахождение типа неизвестно (TO?).

ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.

Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

9. *O. spitzelii* Saut. ex Koch, 1837, Syn. Fl. Germ.: 686. — *O. viridifusca* Albov, 1895, Prodr. Fl. Colch.: 229.[10]

---

[9] Лектотип *O. wanjkowii*: «Крым. Курцовская казенная лесная дача. 20 Апреля 1899 года. В. Г. Андреев» (LE!, iso — LE!).

[10] Лектотип *O. viridifusca*: «Plantes de Transcaucasie (Recolte de 1893) Mingrelie. N 240. Mt. Ourasch. ...[N. Albow]» (G).

Описан из Центральной Европы («...alpium Tyrolis (a. d. Weissbachelalpe im Buchweissbach bei Saalfelden in Tyrol)»). Лектотип (Hautzinger, 1978): «Weissbachalpe bei Saalfelden in Salzburgischen, 5600′, Juli 1835, N 46. Spitzel» (W).

Указывается для ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Альбов, 1895 : 229; Гроссгейм, 1940 : 235; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 569; Косенко, 1970 : 542; Литвинская и др., 1983 : 143). Экземпляров этого вида с территории Кавказа мы не видели.

Атл., Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

10. *O. ustulata* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 941.

Описан из Европы («Habitat in Europae temperatae pratis»). Тип: «Hb. Linn. 1054/21» (BM).

ЗК; ЦК; ВК: Ассо.-Арг., Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Караб. Указывается для ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ВК: В. Сулак., Кубин., СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Иорск.-Шек. (Гроссгейм, 1940 : 236; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 570; Ахундов и др., 1952 : 248; Косенко, 1970 : 542; Галушко, 1978 : 185; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Европа; Сев. Азия (Зап. Сибирь).

11. *O. tridentata* Scop. 1772, Fl. Carn. ed. 2, 2 : 190. — *O. taurica* Lindl. 1835, Gen. Sp. Orch. Pl.: 271.

Описан из Югославии. Тип: «in collibus Idriam, Scopoli». Местонахождение типа неизвестно.

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК; ЦК; ВК: Ассо.-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ю. Караб.; Т. Указывается для ЗП: Аз.-Куб.; ВЗ: Иорск.-Шек., Караб.; ЮЗ: Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1940 : 238; Ахундов и др., 1952 : 248, 249; Галушко, 1978 : 185; Торосян, 1986б : 609).

Атл., Центр. и Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Ирак, сев. Иран).

12. *O. militaris* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 941. — *O. raddeana* Regel. 1870, Ind. Sem. Hort. Bot. Petropol. 1868, Suppl. 1869 : 22.

Описан из Европы («Habitat in Europae temperatae pratis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1054/25» (BM).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК (кроме Адаг.-Пшиш.); ЦК; ВК (кроме Кубин.); СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. Указывается для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Литвинская и др., 1983 : 146, 147).

Европа; Сев. (Сибирь), Центр. (Монголия) Азия.

13. *O. stevenii* Reichenb. f. 1849, Bot. Zeit. 7 : 892.

Описан по образцам с Кавказа без точного указания местонахождения (сборы Wilhelm и Steven). Тип не указан, и местонахождение аутентичного материала неизвестно.

ЗК: Бело-Лаб., В.-Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК (кроме Ассо.-Арг.); ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах. Указывается для ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Иорск.-Шек.; ЮЗ: Мегр.-Зан.; Т (Гроссгейм, 1940 : 238; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 571; Ахундов и др., 1952 : 249, 250; Торосян, 1986б : 609).

Юго-Зап. Азия (Турция).

Морфологически этот сомнительный вид занимает промежуточное положение между *O. militaris* и *O. simia* и, по-видимому, является их естественным гибридом.

14. *O. simia* Lam. 1779, Fl. Fr. 3 : 507.

14a. *O. simia* subsp. *simia*. — *O. simia* var. *laxiflora* Boiss. 1882, Fl. Orient. 5 : 63.

Описан из Франции без точного указания местонахождения. Тип: (P-Lam.).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В.-Куб.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указывается для ЗП; ВП: В. Став.; ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ассо.-Арг.; ВЗ: Ширв. (Гроссгейм, 1940 : 238; Ахундов и др., 1952 : 249; Галушко, 1978 : 185; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Атл. Центр. и Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, сев. Ирак, Иран).

15. *O. purpurea* Huds. 1762, Fl. Angl.: 334. — *O. fusca* Jacq. 1776, Fl. Austr. 4 : 4, tab. 307. — *O. maxima* C. Koch, 1846, Linnaea, 19 : 14. — *O. caucasica* Regel, 1870, Ind. Sem. Hort. Bot. Petropol. 1868, Suppl. 1869 : 22.

Описан из Англии. Тип: «in collibus cretaceis. At Northfleet near Gravesend, Sherard» (OXF).

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб.; ЦК: В. Тер.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указывается для ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Сул.; ЗК: Уруп.-Теб., В.-Куб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ассо.-Арг.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗ: Севан. (Гроссгейм, 1940 : 239; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 572; Ахундов и др., 1952 : 250; Галушко, 1978 : 185; Танфильев, Кононов, 1987 : 29).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

16. *O. punctulata* Stev. ex Lindl. 1835, Gen. Sp. Orch. Pl.: 273. — *O. sepulchralis* Boiss. et Heldr. 1854, in Boiss. Diagn. Pl. Orient. Ser. 1, 13 : 10.[11] — *O. schelkownikowii* Woronow, 1909, Изв. Кавк. муз. 4 : 266. [12] — *O. adenocheila* Czerniak. 1924, Not. Syst. (Leningrad), 5 : 173. [13]

Описан из Крыма. Тип «in Tauria meridionali, Steven» (holo — K, iso — H, LE!).

СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб. Указывается для ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.; Т (Гроссгейм, 1940 : 235; Ахундов и др., 1952 : 247).

Юго.-Вост. Европа (Греция); Средиз.; Юго-Зап. Азия (Палестина, сев. Сирия, сев. Ирак, Турция, сев.-зап. Иран).

На крайнем востоке своего распространения, особенно в прикаспийских районах Ирана, *O. punctulata* представлен расой, несколько отличающейся от типовой размерами и окраской цветков и описанной как *O. adenocheila*. Мы считаем, что правильнее придавать этому таксону ранг подвида: **Orchis punctulata Stev. ex Lindl. subsp. adenocheila (Czerniak.) Aver. comb. nov.** — *O. adenocheila* Czerniak. 1924, Not. Syst. (Leningrad), 5 : 173.

Большинство видов рода *Orchis* на Кавказе легко гибридизируют между собой с образованием более или менее нормально жизнеспособных гибридов, обладающих промежуточными морфологическими признаками.

---

[11] Лектотип *O. sepulchralis:* «Adalia inter Sepulchra, Heldreich mart. 1845» (LE!, iso — LE!).

[12] Тип *O. schelkownikowii:* «Бакинская губерния, Шемахинский уезд. Село Ах-Су» (holo — LE!, iso — LE!).

[13] Лектотип *O. adenocheila:* «Северная Персия: пограничная полоса Астрабадской провинции, горы Таляу. 2 V 1916, Е. Черняковская. № 823» (LE!, iso — LE!).

14. *Anacamptis* Rich.
1817, Orch. Eur. Annot.: 25, 33.

1. *A. pyramidalis* (L.) Rich. 1817, Orch. Eur. Annot.: 33. — *Orchis pyramidalis* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 940.

Описан по материалам из Швейцарии, Бельгии, Англии и Франции («Habitat in Helvetiae, Belgii, Angliae, Galliae arenosis cretaceis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1054/17» (BM).

ЗК; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указывается для ЦК: Малк.; ЮЗ: Ерев., Севан. (Гроссгейм, 1940 : 246; Галушко, 1978 : 186; Торосян, 1986б : 607).

Европа (кроме сев.-вост.); Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Ирак, сев.-зап. Иран).

15. *Traunsteinera* Reichenb.
1842, Fl. Saxon.: 87.

1. *T. sphaerica* (Bieb.) Schlechter, 1928, Monogr. Ic. Orch. Eur. 1, 7-8 : 227. — *Orchis sphaerica* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 362. — *O. globosa* var. *sphaerica* (Bieb.) Schmalh. 1897, Фл. Ср. Южн. Росс. 2 : 456.

Описан из Грузии. Тип: «ex Iberia, Steven» (LE!).

ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Севан., Ю. Караб. Указывается для СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич. (Гроссгейм, 1940 : 239; Ахундов и др., 1952 : 250; Торосян, 1986б : 609).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

2. *T. globosa* (L.) Reichenb. 1842, Fl. Saxon.: 87. — *Orchis globosa* L. 1759, Syst. Nat. ed. 10, 2 : 1242.

Описан из Европы без точного указания местонахождения. Тип: «Hb. Linn. 1054/16» (BM).

ЗК (кроме Адаг.-Пшиш.); ЦК; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. Указывается для ВК: Ассо.-Арг.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх. (Гроссгейм, 1940 : 239; Галушко, 1978 : 183).

Центр. и Южн. Европа.

16. *Steveniella* Schlechter.
1918, Feddes Repert. 15 : 293.

1. *S. satyrioides* (Spreng.) Schlechter, 1918, Feddes Repert. 15 : 295. — *Himantoglossum satyrioides* Spreng. 1826, Syst. Veg. 3 : 694. — *Orchis satyrioides* Stev. 1809, Mem. Soc. Nat. Moscou, 2 : 176, non L. ex Schreber, 1789.

Описан из Грузии. Тип: «in Iberia, Steven» (H).

ЗК: Бело-Лаб.; ВК: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Карт.; ВЗ: Ширв., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. Указывается для ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп.-Теб.; ВК: В. Сулак.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд. (Гроссгейм, 1940 : 247; Ахундов и др., 1952 : 258; Галушко, 1978 : 183; Торосян, 1986б : 609).

Юго-Вост. Европа (Крым); Юго-Зап. Азия (сев. Турция, сев. Иран).

17. *Himantoglossum* Koch.
1837, Syn. Fl. Germ.: 689, nom. conserv.

1. *H. caprinum* (Bieb.) C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 287; Spreng. 1826, Syst. Veg. 3 : 694, comb. invalid. — *Orchis caprina* Bieb. 1819, Fl. Taur-Cauc. 3 : 602.

Описан из Крыма («in Tauriae pratis sylvaticis...»). Лектотип: «Tauria. 1818, Bieb.» (LE!).

СЗЗ: Анап.-Гел.

Нам известен только один гербарный экземпляр (с сомнительной этикеткой) этого вида с территории Кавказа, но нахождение этого таксона в указанном районе подтверждалось рядом авторов (Котов, Протопопова, 1960 : 77—82; Косенко, 1970 : 543; Литвинская, 1982 : 45; 1988 : 64—68; Литвинская и др., 1983 : 148). К настоящему времени этот редкий вид в естественных местообитаниях на Кавказе, возможно, не сохранился (Литвинская, 1987 : 136—143; 1988 : 64—68).

Юго-Вост. Европа (Крым); Юго-Зап. Азия (сев. Турция).

2. *H. formosum* (Stev.) C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 287. — *Orchis formosa* Stev. 1813, Mem. Soc. Nat. Moscou, 4 : 106. — *O. mutabilis* Stev. 1815, Trans. Linn. Soc. London (Bot.), 11 : 417, tab. 39; id. 1812, Mem. Soc. Nat. Moscou, 3 : 244, nom. nud.[14] — *Aceras formosa* (Stev.) Lindl. 1835, Gen. Sp. Orch. Pl.: 282.

Описан из Северо-Восточного Азербайджана («In silvis Caucasi orientalis inter Derbentum et Kubam...»). Лектотип: «in silvis umbrosis circa Kubam Caucasi orientalis. Steven» (holo — H, iso — LE!).

ВК: Кубин.; ВЗ: Н. Кур.; Т. Указывается для ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ВЗ: Иорск.-Шек. (Гроссгейм, 1940 : 246; Ахундов и др., 1952 : 255; Львов, 1960 : 350; Галушко, 1978 : 181).

Юго-Зап. Азия (сев-зап. Иран).

18. *Serapias* L.
1753, Sp. Pl. : 949; idem, 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 406.

1. *S. vomeracea* (Burm. f.) Briq. 1910, Prodr. Fl. Corse, 1 : 378. — *Orchis vomeracea* Burm. f. 1770, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 4, App.: 237.

Описан с о-ва Корсика без точного указания местонахождения. Тип: (G?).

ЗЗ.

Южн. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия).

19. *Ophrys* L.
1753, Sp. Pl. 2 : 945; idem, 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 406.

1. *O. caucasica* Woronow ex Grossh. 1928, Фл. Кавк. 1 : 261; Woronow, 1908, Тр. Тифл. бот. сада, 8, 3 : 70, nom. nud.

Описан по материалам с Кавказа («Дагестан, Абхазия, Грузия, Азербайджан»). Лектотип (Абхазия): «In pratis prope Jurjewskoje (Tzebelda), 19 IV—2 V 1902. Leg. G. Woronow. N 196» (LE!).

1a. *O. caucasica* subsp. *caucasica*.

СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. Указывается для ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1940 : 231; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 577, 578; Галушко, 1978 : 186).

---

[14] Тип *O. mutabilis*: «Kubam. Steven» (LE!).

Эндемик Кавказа.

1b. O. caucasica subsp. cyclocheila Aver. subsp. nov. — *Ophrys caucasica* f. *cyclocheila* Nevski, 1935, Фл. СССР, 4 : 725, 728, nom. invalid. (descr. ross.). — *O. caucasica* var. *cyclocheila* Nevski ex Grossh. 1940, Фл. Кавк. 2 : 231, comb. invalid.

Subspecies nova a typo labello suborbiculare basi subindistincte tuberculato differt.

Новый подвид отличается от типа округлой губой с едва заметными бугорками в основании.

Typus: «Бакинская губерния, Геокчайский уезд. Сел. Кясин-беглы, ст. Кара-сахкал. 9 IV 1906, А. Шелковников» (LE!).

Описан из Азербайджана.

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Н. Кур., Караб.; Т.

Эндемик Кавказа.

2. *O. mammosa* Desf. 1807, Ann. Mus. Hist. Nat. (Paris), 10 : 222, tab. 12. — *O. aranifera* var. *mammosa* (Desf.) Reichenb. f. 1851, Ic. Fl. Germ. 13-14 : 89. — *O. aranifera* var. *taurica* Agg. 1887, Scripta Bot. Horti Univ. Petrop. 1 : 291. [15] — *O. atrata* var. *taurica* (Agg.) Schmalh. 1897, Фл. Ср. Южн. Росс. 2 : 460. — *O. aranifera* subsp. *taurica* (Agg.) E. G. Camus et A. Camus, 1929, Ic. Orch. Eur. 2 : 333. — *O. taurica* (Agg.) Nevski, 1935, Фл. СССР, 4 : 725, 728.

Описан предположительно из Малой Азии без точного указания местонахождения. Тип не указан (P?).

ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.

Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия).

3. *O. oestrifera* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 369. — *O. cornuta* Stev. 1808, in Bieb. l. c. : 370.

Описан из Крыма («in Tauria meridionali, circa pagum Derekoi»). Лектотип: «Tauria meridionalis. Steven, 1807» (holo — LE!, iso — LE!).

3a. *O. oestrifera* subsp. *oestrifera*.

ВК: Ман.-Самур.; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Караб.; ЮЗ: Мегр.-Зан., Ю. Караб. Указывается для ЗК: Адаг.-Пшиш., ЦК: В. Кум., ВК: В. Сулак., Кубин.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Нах., Занг.; Т (Гроссгейм, 1940 : 231, 232; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 578; Ахундов и др., 1952 : 243, 244; Косенко, 1970 : 544; Галушко, 1978 : 186; Литвиновская и др., 1983 : 148, 149; Торосян, 1986б : 608; Танфильев, Кононов, 1987 : 30).

Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Сирия, сев. Ирак, Иран).

3b. *O. oestrifera* subsp. *bremifera* (Stev.) K. Richter, 1890, Pl. Eur. 1 : 264. — *O. bremifera* Stev. 1809, Mem. Soc. Nat. Moscou, 2 : 174, fig. 2.

Описан из Грузии («Habitat in Iberia occidentali»). Лектотип: «Ex Iberia, 1808, Steven» (LE!).

ЗЗ: Туап.-Адл.; ВЗ: Ширв., Караб.; ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан.

Эндемик Кавказа.

4. *O. apifera* Huds. 1762, Fl. Angl.: 340.

Описан из Англии без точного указания местонахождения. Тип, по-видимому, не сохранился.

---

[15] Тип *O. aranifera* var. *taurica*: «Tauria. Mischor. V. Aggeenko» (LE!).

СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ВЗ: Караб.; ЮЗ: Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Сирия, Палестина, Турция, сев. Ирак, сев. Иран).

Subfam. III. *Epidendroideae* Lindl.

20. *Epipogium* J. S. Gmel. ex Borkh.
1792, Tentam. Disp. Pl. Germ.: 139.

1. *E. aphyllum* Sw. 1814, Summa Veg. Scand.: 32. — *Satyrium epipogium* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 945. — *Orchis aphylla* F. W. Schmidt, 1791, in Mayer, Phys. Aufs.: 240, non Forsk. 1775. — *Epipogium gmelinii* Rich. 1817, Orch. Eur. Annot.: 36.

Описан из Сибири без точного указания местонахождения. Лектотип (Renz, Taubenheim, 1984): Ic. «Epipogum» (J. G. Gmelin, 1747, Fl. Sib. 1, tab. 2, fig. 2).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В.-Куб.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ, Месх., Джав.-В. Ах. Указывается для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; Т (Гроссгейм, 1940 : 254; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 578; Ахундов и др., 1952 : 267; Галушко, 1978 : 180).

Европа; Азия (лесные умеренные и субтропические области).

Subfam. IV. *Vandoideae* Endl.

21. *Corallorhiza* Chatel.
1760, Sp. Inaug. Corall.: 8.

1. *C. trifida* Chatel. 1760, Sp. Inaug. Corall.: 8. — *Ophrys corallorhiza* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 945. — *Corallorhiza innata* R. Br. 1813, in Ait. et Ait. f. Hortus Kew. ed. 2, 5 : 208.

Описан из Северной Европы («Habitat in Europae borealis desertis»). Лектотип: «Hb. Linn. 1056/4-7» (BM).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В.-Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо.-Арг., Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх. Указывается для ЗК: Адаг.-Пшиш.; ВК: В. Сулак.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Севан. (Гроссгейм, 1940 : 256, 258; Кемулярия-Натадзе, Сосновский, 1941 : 549; Ахундов и др., 1952 : 270, 271; Львов, 1960 : 353; Галушко, 1978 : 177; Торосян, 1986б : 608).

Евразия; Сев. Америка (умеренные, холодные и арктические области).

Таксоны, исключенные из флоры Кавказа

1. *Cypripedium* L.
1753, Sp. Pl. 2 : 951.

1. *C. calceolus* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 951.

Приводился для ВК: Ассо.-Арг. («Хоби-Шауданские высоты в Чечне») и ВЗ: Мург.-Муровд. (Кировобадский р-н) (Boissier, 1882 : 94; Гроссгейм, 1940 : 260; 1949 : 642; Галушко, 1978 : 177). Образцы с Хоби-Шауданских высот, хранящиеся в Гербарии БИН (и на которых, по всей вероятности, основано

указание *C. calceolus* для Сев. Кавказа), относятся к виду *C. macranthon* Sw. Вероятно, они собраны с культивировавшихся растений.

Образцов видов рода *Cypripedium* из Закавказья нам найти не удалось. Учитывая то, что за всю историю изучения флоры Кавказа упомянутые сборы никем подтверждены не были и исходя из анализа общего распространения видов рода *Cypripedium*, считаем их нахождение на Кавказе очень маловероятным.

Выражаю благодарность Ю. Л. Меницкому за помощь в работе с «Флорой Грузии», написанной на грузинском языке, которым я не владею.

Исследования, результаты которых представлены в настоящей публикации, были поддержаны Фондом Дж. Сороса и Академией естественных наук России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Род *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) в СССР. 1 // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 889—895.

Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейства *Apostasioideae, Cypripedioideae, Neottioideae* и *Orchidoideae* // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 7. С. 1013—1028.

Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Vanilleae, Gastrodieae, Epipogieae, Arethuseae* и *Coelogyneae* // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 12. С. 1757—1767.

Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Malaxideae* и *Epidendreae* // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 1. С. 120—128.

Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Vandoideae* // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 6. С. 880—895.

Альбов Н. Материалы для флоры Колхиды. Тифлис—Женева, 1895. 287 с.

Ахундов Г. Ф., Исаев Я. М., Прилипко Л. И., Рзазаде Р. Я. Сем. 29. *Orchidaceae* Lindl. — Ятрышниковые // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 2. С. 240—271.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Т. 1. Ростов, 1978. 317 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 2. 2-е изд. Баку, 1940. 284 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 767 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. Тбилиси, 1959. 447 с.

Кемулярия-Натадзе Л. М., Сосновский Д. И. Сем. 32. *Orchidaceae* Lindl. — Орхидные // Флора Грузии. Тбилиси, 1941. Т. 2. С. 545—578. (На груз. яз.).

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 613 с.

Котов М. І., Протопопова В. В. Знахідка кримськоі орхідеі — ремнеплюстника козлиного (*Himantoglossum caprinum* (M. B.) Spreng.) на Кавказі // Укр. бот. журн. 1960. Т. 17. № 2. С. 77—82.

Литвинская С. А. В царстве горной флоры. Краснодар, 1982. 141 с.

Литвинская С. А. К охране орхидных Северо-Западного Кавказа // Эколого-флористические исследования Северного Кавказа. Нальчик, 1987. С. 136—143.

Литвинская С. А. Орхидные природной флоры Северо-Западного Кавказа // Бюл. ГБС. 1988. Вып. 150. С. 64—68.

Литвинская С. А., Тильба А. П., Филимонова Р. Г. Редкие и исчезающие растения Кубани. Краснодар, 1983. 159 с.

Львов П. Л. Определитель растений Дагестана. Махачкала, 1960. 422 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Невский С. А. Порядок 9. Мелкосеменные — *Microspermae* // Флора СССР. М.—Л., 1935. Т. 4. С. 588—730.

Сахокиа М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект флоры высших растений Хеви. Тбилиси, 1975. 204 с.

Смольянинова Л. А. Сем. 176. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые // Флора европейской части СССР. М.—Л., 1976. Т. 2. С. 10—59.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Торосян Г. К. Cephalanthera kurdica и *Epipactis persica* (*Orchidaceae*) — новые виды для флоры СССР // Бот. журн. 1986а. Т. 71. № 5. С. 683—687.

Торосян Г. К. Новые и редкие виды сем. *Orchidaceae* из флоры Армении // Биол. журн. Армении. 1986б. Т. 39. № 7. С. 607—610.

Baumann H., Kunkele S. Beiträge zur Taxonomie orientalischer *Dactylorhiza*-Arten // Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Würth. 1981. Bd 13. H. 2. S. 220—226.

Boissier E. Flora Orientalis. T. 5. Genevae—Basiliae, 1882. 868 p.

Dressler R. L. The orchids. Natural history and classification. Cambridge, 1981. 332 p.

Hautzinger L. Genus *Orchis* L. (*Orchidaceae*); Sectio *Robustocalcare* Hautzinger // Ann. Nat. Mus. (Wien). 1978. Bd 81. S. 31—73.

Renz J. Orchidaceae Juss. // Flora Iranica. Graz, 1978. N 126. P. 1—220.

Renz J., Taubenheim G. Orchidaceae Juss. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis. Edinburg, 1984. Vol. 8. P. 450—552.

Vermeulen P. Epipactis helleborine, a problem of nomenclature // Acta Bot. Neerl. 1955. Vol. 4. P. 226—241.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 VI 1994

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(4/5) : 582.34
© 1994

О. М. Афонина, Р. Охыра

SCHISTIDIUM CRYPTOCARPUM (*MUSCI, GRIMMIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ЕВРАЗИИ

O. M. AFONINA, R. OCHYRA. *SCHISTIDIUM CRYPTOCARPUM* (*MUSCI, GRIMMIACEAE*) — A SPECIES NEW TO EURASIA

В Берингийском секторе Русской Арктики (южная Чукотка) обнаружен интересный листостебельный мох *Schistidium cryptocarpum*, недавно описанный из Гренландии. Приводятся описание этого вида, его рисунок, карта распространения и ключ для определения гимностомных видов рода *Schistidium*.

В течение последних 40 лет как в американском, так и в евразиатском секторах Арктики проводились интенсивные флористические исследования, в результате которых были обнаружены новые виды и сделаны интересные фитогеографические находки. Нахождение в азиатской части Арктики ряда видов, описанных из Неоарктики, явилось подтверждением ранее предполагаемого широкого их распространения. Довольно много таких таксонов мхов было найдено в Берингийском секторе, это вполне закономерно, если учесть существование древних связей между американским и азиатским континентами (Krassilov, 1986; Yurtsev, 1986).

К числу мхов, первоначально описанных из Неоарктики, а позднее обнаруженных в Евразии, относятся такие виды, как *Bryobrittonia longipes* (Mitt.) Horton и *Hypnum subimponens* Lesq. (Абрамова, Абрамов, 1960), *Funaria polaris* Bryhn (Афонина, 1982), *Oligotrichum falcatum* Steere (Абрамова и др., 1985), *Cratoneuron arcticum* Steere (Афонина, 1989), *Rhizomnium andrewsianum* (Steere) T. Kop. и *R. gracile* T. Kop. (Koponen, Afonina, 1992), *Lyellia aspera* (Hag. et C. Jens.) Frye (Афонина, Андреева, 1993), *Pohlia beringiensis* Shaw (Афонина, 1994) и др. С другой стороны, имеется интересный пример с *Schistidium andreaeopsis* (C. Muell.) Lazar. Этот вид был описан на материале с Чукотского п-ова, но позднее он был обнаружен и в Неоарктике, откуда был ошибочно описан как *S. holmenianum* Steere et Brassard (Ochyra, Afonina, 1986). К этой группе мхов теперь следует добавить еще один вид — *Schistidium cryptocarpum* Mogensen et Blom. Он был описан G. Mogensen и H. Blom (1990) на материале, собранном на о-ве Диско (Западная Гренландия). При описании вида авторы цитируют также образцы, собранные на п-ове Лабрадор, о-ве Банкс в Канадском Арктическом Архипелаге и в арктической части Аляски. В «locus classicus» описанный вид был встречен впервые Mogensen в 1971 г. Однако следует отметить, что W. Steere собрал там же этот вид еще в 1962 г., но материал этот был определен как *Schistidium pulvinatum* (Hedw.) Brid. и хранился в Гербарии Нью-Йоркского ботанического сада (NY), а дублеты были разосланы в другие гербарии (Steere 62-131, KRAM-B), и, следовательно, эти образцы являются топотипами *S. cryptocarpum*.

В 1979 г. О. М. Афониной на Чукотке в юго-восточной части Пекульнейского хр. был найден интересный гимностомный мох из рода *Schistidium*, который был не похож на какой-либо известный вид этого рода. Предположительно материал был отнесен к *S. subconfertum* (Broth.) Deguchi, но по ряду признаков, особенно по форме спорогона, он не укладывался в рамки этого вида. Поэтому материал оставался не определенным и хранился среди других чукотских коллекций в гербарии. В 1988 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова работал польский бриолог R. Ochyra, ему был показан этот загадочный образец. В результате совместного его изучения мы пришли к выводу, что имеем дело с новым неописанным видом из рода *Schistidium*. К сожалению, подготовка описания вида затянулась, а тем временем Mogensen и Blom (1990) описали новый вид — *S. cryptocarpum*, который полностью соответствовал найденному на Чукотке.

При составлении списка листостебельных мхов для территории бывшего СССР (Игнатов, Афонина, 1992) *Schistidium cryptocarpum* был включен в этот список на основе чукотского материала. Однако мы считаем полезным привести в нашей работе описание и рисунок этого интересного мха, что, несомненно, поможет русским бриологам определить его в случае возможных дальнейших находок на территории России.

Schistidium cryptocarpum Mogensen et Blom, 1990, Lindbergia, 15, 3 : 75 (см. таблицу-вклейку)

Растения средних размеров, образуют относительно обширные, плотные подушечки, местами блестящие, оливково-зеленые наверху и желтовато-коричневые до темно-коричневых внизу. Стебли 1.0—1.5 см дл., прямые, свободно ветвящиеся, в нижней части с рассеянными коричневыми гладкими ризоидами, в поперечном сечении округлые; наружный слой стебля образован 1—2 слоями мелких оранжево-красных умеренно плотностенных клеток, которые окружают сердцевинный слой, состоящий из тонкостенных клеток; центральный пучок отсутствует или маленький и незаметный. Листья густо черепитчато сидящие, обычно более или менее спирально расположенные; сухие листья прямоприлегающие, влажные — прямоотстоящие, прямые (до серповидных), ланцетные (до узкоовально-ланцетных), сильно килеватые в верхней части, постепенно заостренные и суживающиеся к основанию примерно от 1/5—1/4 длины листа, 1.5—2.5 мм дл. (без волосковидного кончика), 0.3—0.6 мм шир. Волосковидный кончик гиалиновый, до 1.0 мм дл., извилистый, уплощенный в нижней части, широко- и длиннонизбегающий вниз по краю листа, зубчатый по краю и с мелкими рассеянными зубчиками на спинной поверхности. Края у листьев цельные, внизу 1-слойные, а в верхней части местами 2-слойные, плоские наверху, а внизу широкоотогнутые до отвернутых на одной стороне и плоские или узкоотогнутые на другой. Жилка простая, заходящая в верхушку, 40—60 мкм шир., сильно выпуклая и гладкая на спинной стороне, в поперечном сечении 2-слойная, вверху на спинной стороне уплощенная, внизу становится 3-слойной и дорзально-округлой до треугольной. Клетки пластинки листа 1-слойные, только местами по краям в дистальной части 2-слойные, гладкие до слегка выпуклых; верхние клетки почти квадратные до короткопрямоугольных, с сильно утолщенными, прямыми до выемчатых в различной степени стенками, 4.5—7.5 мкм шир., 65—150 мкм дл.; в средней части листа клетки вытянутые, 15—35 мкм дл., с сильно выемчатыми стенками, клетки основания листа вблизи жилки длинные, прямоугольные, до 65 мкм дл., с толстыми, прямыми или иногда пористыми продольными стенками; клетки основания листа по краю короткопрямоугольные, умеренно толстостенные, чаще невыемчатые, образуют почти прозрачную кайму из (5)10—20(25) клеток в 1—2 ряда.

Двудомные. Гинецеи и андроцеи верхушечные, но появляются латерально благодаря подцветковым инновациям, которые вытягиваются почти в том же

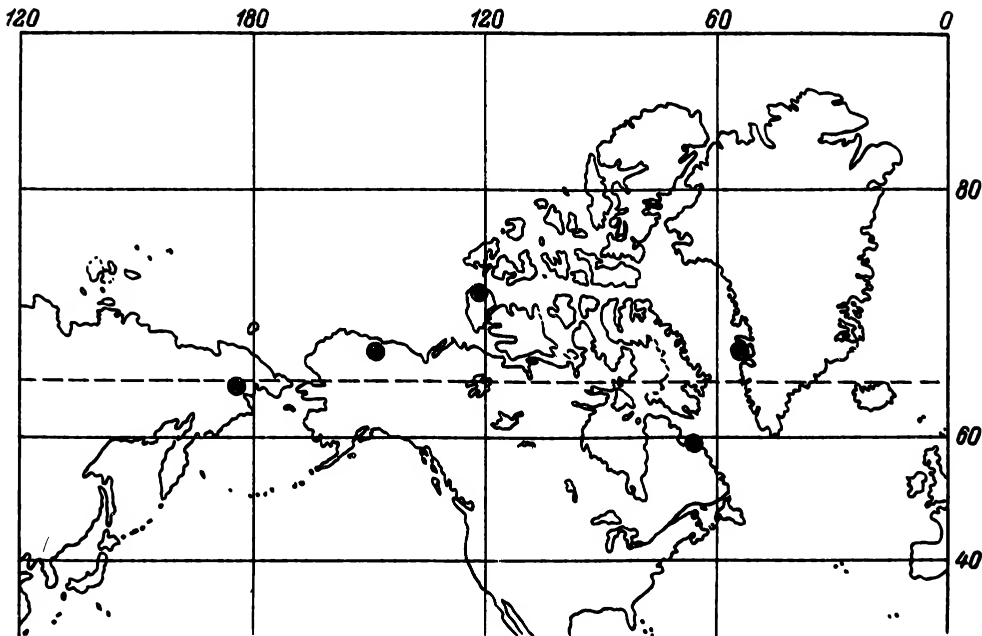
направлении, что и основной стебель. Перихециальные листья крупнее вегетативных, 2.0—3.0(3.5) мм дл., 0.7—1.0 мм шир., вогнутые, овально-ланцетные, с таким же волосовидным кончиком, как и у вегетативных листьев; клетки пластинки листа в верхней части такие же, как и у вегетативных листьев, переходящие в нижней части в тонкостенные и рыхлопрямоугольные. Спорофит глубоко погружен в перихециальные листья. Ножка желтоватая, толстая, 0.2—0.3 мм дл., прикрепляется к коробочке по центру, клетки эпидермиса квадратные; влагальце очень короткое, с тонкостенными, короткопрямоугольными клетками эпидермиса. Коробочка маленькая, чашевидная, 0.5—0.6 мм дл., 0.6—0.8 мм шир., оранжево-коричневая до красновато-коричневой; клетки экзотеция округло-квадратные до короткопрямоугольных, тонкостенные, 15—30 мкм шир., ближе к устью становятся поперечно-прямоугольными; устьиц немного, 2-клеточные, сосредоточены в нижней части урночки; колечко отсутствует. Зубцы перистома отсутствуют или они рудиментарные, состоят из 1—2 желтоватых сегментов и не выступают над устьем коробочки. Споры шаровидные, светло-коричневые, тонкопапиллозные, 8—10 мкм шир. Крышечка коническая, с маленьким клювиком, при раскрытии коробочки отпадает вместе с колонкой; клювик 0.2—0.4 мм дл., массивный, прямой до слабо наклоненного; колпачок конический, колпачковидный, гладкий, около 0.6 мм дл., в основании разделенный на доли, не достигающие урночки.

Изученные образцы (specimens examined). Россия, Чукотский Автономный округ, Анадырский район, южная часть Пекульнейского хр., среднее течение р. Южный Пекульнейвеем; скалистый берег ручья, на затененной почве, 1 VIII 1979, Афонина (KRAM-B, LE). (Russia. Chukotskii Autonomus District. Anadyrskii region, in the southernmost part of the Pekulnei Range, middle course of Yuzhnyi Pekulneiveem river, on shallow soil on rocky bank of brook, 1 VIII 1979, Afonina, s. n. (KRAM-B, LE)).

Таким образом, *S. cryptocarpum* имеет довольно широкое распространение и встречается рассеянно в Гренландии, в арктической Канаде, на Аляске и в Русской Арктике (см. рисунок).

Schistidium cryptocarpum — характерный вид, который хорошо можно узнать по широкочашевидной коробочке, по крышечке с клювиком, отсутствию перистома и сильно выемчатым клеткам в средней части листа. Чукотский материал вполне соответствует описанию и рисунку голотипа *S. cryptocarpum,* а также и топотипу, который не процитирован в протологе (Steere 62-131, KRAM-B). Различия имеются лишь в форме крышечки и колпачка. В протологе Mogensen и Blom (1990) описали и показали на рисунке крышечку с длинным, отчетливо косым клювиком, чукотский же материал имеет крышечку с массивным прямым или слегка наклоненным клювиком, и точно такой же формы крышечка обнаружена у топотипа. У некоторых сухих и сморщенных коробочек крышечки действительно имеют косые клювики, но при намокании они становятся прямыми до слабо наклоненных. Кроме того, в материале с Чукотки и у топотипа колпачок ясно колпачковидный, а в первичном диагнозе указывается, что он клобуковидный. Поскольку все другие признаки чукотских растений вполне соответствуют описанию, мы считаем, что различия в форме клювика крышечки находятся в пределах изменчивости этого признака у *Schistidium cryptocarpum.*

Род *Schistidium* Bruch et Schimp. является наиболее сложным у верхоплодных мхов главным образом из-за нерешенных таксономических проблем комплекса *S. apocarpum.* Кроме *S. cryptocarpum,* он содержит еще 3 гимностомных вида — *S. flaccidum* (De Not.) Ochyra, *S. steerei* Ochyra и *S. subconfertum* (Broth.) Deguchi. Среди них *S. flaccidum* хорошо отличается от других видов плосковыпуклой крышечкой с низкой центральной бородавочкой (Ochyra, 1989); эндемик Антарктиды *S. steerei* характеризуется листьями, имеющими тупые кончики и сильно отвернутые края от основания до верхушки (Ochyra, 1987);



Распространение *Schistidium cryptocarpum* (по: Mogensen, Blom (1990), с указанием места находки вида в Русской Арктике).

наконец, *S. subconfertum*, который по клеточной сети стоит ближе всего к *S. cryptocarpum*, но отличается от него наличием продолговато-овальной коробочки, неглубоко погруженной в перихециальные листья.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ГИМНОСТОМНЫХ ВИДОВ РОДА *SCHISTIDIUM*

(для удобства даются русский и английский варианты)

1. Крышечка плоско-выпуклая, с низкой центральной бородавочкой . . . . *S. flaccidum.*
1. Крышечка с клювиком . . . . 2.
2. Край листа сильно отвернут от основания до самого кончика; стенки клеток пластинки листа прямые, невыемчатые . . . . *S. steerei.*
2. Край листа в верхней половине ровный, внизу отогнутый в различной степени на одной или обеих сторонах; клетки пластинки листа с сильно выемчатыми стенками . . . . 3.
3. Растения седоватые; коробочка широкочашевидная, глубоко погруженная в перихециальные листья; листья с длинным гиалиновым волосковидным кончиком . . . . *S. cryptocarpum.*
3. Растения неседоватые; коробочка продолговато-овальная, неглубоко погруженная в перихециальные листья; листья в основном имеют тупые кончики . . . . *S. subconfertum.*

1. Operculum plano-convex with a low central mamilla . . . . *S. flaccidum.*
1. Operculum rostrate . . . . 2.
2. Leaf margins strongly revolute from the base to the extreme apex; lamina cells straight-walled . . . . *S. sreerei.*
2. Leaf margins plane in the upper half, variously recurved on one or both sides below; lamina cells with strongly sinuose walls . . . . 3.

3. Plants hoary; capsule widely cyathiform, deeply immersed in perichaetial leaves with long hyaline hair-points . . . . *S. cryptocarpum.*
3. Plants not hoary; capsule oblong-ovate, shallowly immersed in perichaetial leaves; leaves mostly muticous . . . . *S. subconfertum.*

Для Чукотского п-ова О. М. Афониной (1985) приводится 6 видов рода *Schistidium*, столько же видов известно и для всей Чукотки, с нахождением *S. cryptocarpum* эта цифра увеличилась до 7. Можно предполагать, что число известных видов рода *Schistidium* из этого региона будет расти, с одной стороны, за счет определения еще не обработанных коллекций, а с другой — в результате таксономического изучения самого рода, в особенности трудного комплекса *S. apocarpum.*

В заключение выражаем искреннюю благодарность Halina Bednarek-Ochyra за выполненные ею рисунки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Новый род и новые виды мхов для СССР: *Bryobryttonia* Williams—*B. pellucida* Williams и *Hypnum subimponens* Lesq. // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. 1960. Т. 13. С. 294—305.

Абрамова А. Л., Афонина О. М., Благодатских Л. С. *Oligotrichum falcatum* Steere в СССР // Нов. сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 210—214.

Афонина О. М. Дополнения к флоре листостебельных мхов Чукотского полуострова. 2 // Нов. сист. низш. раст. 1982. Т. 19. С. 187—189.

Афонина О. М. Виды рода *Schistidium* Brid. на Чукотском полуострове // Нов. сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 214—223.

Афонина О. М. Список листостебельных мхов Чукотского полуострова // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 5—29.

Афонина О. М. Заметки о чукотских мхах. 1. Виды рода *Pohlia* (*Bryaceae)* с выводковыми почками // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 102—105.

Афонина О. М., Андреева Е. Н. О нахождении спорогонов мха *Lyellia aspera* (Hag. et C. Jens.) Frye // Нов. сист. низш. раст. 1993. Т. 29. С. 132—138.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1 (1-2). P. 1—85.

Koponen T., Afonina O. Miscellaneous notes on *Mniaceae* (*Bryophyta*). XV. Genus *Rhizomnium* in the Russia east of Ural Mts // Bryobrothera. 1992. Vol. 1. P. 245—250.

Krassilov V. A. Role of Beringia land connections in the formation of the Cenozoic flora of East Asia and North America // Beringia in the Cenozoic era. Rotterdam, 1986. P. 164—172.

Mogensen G. S., Blom H. Schistidium cryptocarpum Mogensen & Blom, a new moss from Greenland and arctic North America (*Bryopsida, Grimmiaceae*) // Lindbergia. 1990. Vol. 15. N 3. P. 74—78.

Ochyra R. Schistidium steerei (*Grimmiaceae*), a remarkable new species from the Antarctic, with a note on *S. obtusifolium* // Mem. New York Bot. Gard. 1987. Vol. 45. P. 607—614.

Ochyra R. Lectotypification of *Schistidium pulvinatum* (Hedw.) Brid. (*Musci*: *Grimmiaceae*) and its consequences // Nova Hedwigia. 1989. Vol. 48. N 1-2. P. 85—106.

Ochyra R., Afonina O. M. The taxonomic position and geographical distribution of *Grimmia andreaeopsis*. C. Muell. (*Grimmiaceae, Musci*) // Polish Pol. Res. 1986. Vol. 7. N 3. P. 319—332.

Yurtsev B. A. Problems of the late Cenozoic paleogeography of Beringia in light of phytogeographic evidence // Beringia in the Cenozoic era. Rotterdam, 1986. P. 129—153.

Получено 10 II 1994

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Институт ботаники
им. В. Шафера
Польша, Краков

SUMMARY

Schistidium cryptocarpum Mogensen et Blom, a species well known from four localities in arctic North America and Greenland, is recorded for the first time from the Chukotka in arctic Asia. It was collected there by first author in 1979 in the Anadyr district in southern part of the Pekul' ney Range in the middle reaches of Yuzhnyy Pekul' neyveem River from thin soil on river bank. The species is described in detail and illustrated on the basis of the Russian specimens. It is also noted that at all *S. cryptocarpum* was collected for the first time at the locus classicus on Disco island in West Greenland by W. C. Steere in 1962 and the material misnamed as *Schistidium pulvinatum* (Hedw.) Brid. was distributed to various herbaria (e. g. Steere 62-131, KRAM-B). The material from Chukotka differs slightly from the holotype of *S. cryptocarpum* in the shape of the operculum and calyptra. It has the long rostrate operculum but the rostrum is rather massive and straight to weakly slanted, not slender and distinctly oblique, and the calyptra is typically mitrate, not cucullate. The same features exhibit numerous opercula and calyptrae in the topotype material. The differentiae distinguishing it from the other three gymnostomous species of *Schistidium*, i. e. *S. flaccidum* (De Not.) Ochyra, *S. subconfertum* (Broth.) Deguchi and *S. steerei* Ochyra, are discussed. A key to the gymnostomous species of *Schistidium* is provided.

УДК 582.32(470.324) © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

Н. Н. Попова

ДОПОЛНЕНИЯ К БРИОФЛОРЕ БАССЕЙНА СРЕДНЕГО ДОНА

N. N. POPOVA. ADDITIONS TO THE BRYOFLORA OF THE BASIN OF THE MIDDLE REACHES OF THE DON RIVER

Приведены аннотированный список 11 видов мхов — новинок среднедонской бриофлоры — и результаты ревизии некоторых критических таксонов. Сообщаются данные о новых местонахождениях ряда редких и рассеянно распространенных в лесостепи бриофитов.

За время, прошедшее с момента подготовки монографии по флоре мохообразных бассейна Среднего Дона (Хмелев, Попова, 1988), возникла необходимость определенной корректировки опубликованного в ней конспекта флоры. Это связано с обнаружением новинок среднедонской бриофлоры, выявлением новых местонахождений редких и интересных видов (их экологии и географии), а также с пересмотром некоторых критических таксонов.

Данные о распространении видов по изученной территории (Воронежская обл.) сгруппированы по геоботаническим районам с обозначениями, принятыми в указанной работе.

I — Среднерусская дубово-сосновая провинция:
- *1* — Усманский район Боброво-Усманского округа;
- *2* — Бобровский район Боброво-Усманского округа.

II — Среднерусская лесостепная провинция:
- *1* — Хохольский район Нижнедевицкого округа;
- *2* — Аннинский район Воронежского округа.

III — Южнорусская степная провинция:
- *1* — Россошанский район Павловского округа;
- *2* — Богучарский район Павловского округа.

Объем и номенклатура таксонов приводятся в соответствии с более современной сводкой по мхам и печеночникам территории бывшего СССР (Игнатов, Афонина, 1992; Константинова и др., 1992).

Новинки флоры

Сем. *Pottiaceae*

Didymodon fallax (Hedw.) Zander — аридный мезоксерофит. *III, 1, 2*. На меловых обнажениях с наносами глины в урочище Шатрище Лискинского р-на и на правобережье р. Черная Калитва в окр. г. Россоши.

D. vinealis (Brid.) Zander — аридный ксерофильный кальцефит. *III, 1, 2*. Довольно часто и обильно распространен на меловых склонах юга Воронежской обл.

Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr. — редкий арктоальпийский кальцефит. *III, 1*. На меловых склонах в урочище Дивногорье Лискинского р-на.

Tortula calcicolens Kramer — аридный ксерофильный кальцефит. *II, 1; III, 1, 2*. Довольно обычен на меловых обнажениях региона. Вероятно, замещает *T. ruralis* (Hedw.) Gaerth. et al. на меловых субстратах, хотя видовая самостоятельность данного таксона вызывает сомнения.

T. subulata Hedw. — неморальный мезофит. *II, 2*. На обнаженной почве по склону лесной дороги в Правобережном лесничестве в районе Сельскохозяйственного института (СХИ) г. Воронежа. Со спорогонами.

Сем. *Bryaceae*

Bryum weigelii Spreng. in Biehler — бореальный гигрофит. *I, 1*. В заболоченных осоковых формациях в кв. 10, 518 Воронежского государственного заповедника (ВГЗ). *II, 2*. По берегу оз. Чигонак Поворинского р-на.

Сем. *Mniaceae*

Plagiomnium elatum (Bruch. et Schimp. in B. S. G.) T. Kop. — бореальный мезогигрофит. *I, 1*. На заболоченном лугу в урочище Лебяженское поле (ВГЗ). По сборам М. Н. Николаевской, Л. Г. Раменского, 1941 г. Нами более не собирался.

Сем. *Fontinalaceae*

Fontinalis antipyretica Hedw. — бореальный гидатофит. *I, 1*. В р. Усмань в кв. 153, 508 ВГЗ. По сборам М. Н. Николаевской, Л. Г. Раменского, 1936—1938 гг. В настоящее время, видимо, исчез.

Сем. *Thuidiaceae*

Thuidium delicatulum (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — неморальный мезофит. *II, 1*. По склонам лесных оврагов в урочищах Вязноватовский лес и Корнеевский лог Нижнедевицкого и Хохольского районов.

T. philibertii Limpr. — неморальный мезофит. *II, 1*. На обнаженной почве в лесном овраге в урочище Ясиновое Нижнедевицкого р-на.

Сем. *Brachytheciaceae*

Brachythecium oedipodium (Mitt.) Jaeg. — бореальный мезофит. Довольно широко распространен в лесных формациях, чаще — в сосновых, на подстилке и гнилой древесине. Часто со спорогонами. *I, 1*. В кв. 142, 250, 346, 347, 362, 415, 439, 460, 487, 507 ВГЗ. *II, 1*. В урочище Вязноватовский лес Нижнедевицкого р-на, в окр. с. Старая Ведуга Семилукского р-на. *II, 2*. В

кв. 295 Хопёрского государственного заповедника (ХГЗ); в Правобережном лесничестве в окр. г. Воронежа. *III, 2.* В окр. с. Подколодновка Богучарского р-на.

Новые местонахождения

Сем. *Lophoziaceae*

Leiocolea badensis (Gott. ex Rabenh.) Ioerg. — *III, 2.* На меловых склонах в окрестностях сел Семейка и Белогорье Подгоренского р-на.

Сем. *Ricciaceae*

Riccia cavernosa Hoffm. — *II, 2.* На обнаженной глинистой почве у ключа в окр. с. Горожанка Рамонского р-на.

R. fluitans L. — *III, 1.* В р. Тихая Сосна в урочище Дивногорье Лискинского р-на. Ранее для лесостепной провинции не отмечался.

Сем. *Pottiaceae*

Bryoerytrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen — *II, 2.* На обнаженной почве по склону лесной дороги в Правобережном лесничестве в районе СХИ г. Воронежа. Со спорогонами. Ранее в данном геоботаническом районе не отмечался.

Didymodon tophaceus (Brid.) Lisa — *II, 1.* В «сниженноальпийских» группировках в урочище Майдан Репьевского р-на.

Для *Trichostomum crispulum* Hedw. оставляем только два местонахождения. *II, 1.* На меловых обнажениях в урочище Орехово Верхнемамонского р-на. *III, 2.* В урочище Кругленькое Кантемировского р-на. Остальные указания относятся к *Astomum crispum* (Hedw.) Hampe.

Сем. *Grimmiaceae*

Grimmia pulvinata Hedw. — *II, 2.* На кирпичном памятнике на старом кладбище г. Воронежа. Облигатный эпилит, в Воронежской обл. весьма редок из-за отсутствия подходящих субстратов.

Сем. *Bryaceae*

Bryum turbinatum (Hedw.) Turn. — *I, 1.* На осоковом болоте в кв. 348 ВГЗ.

Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr. — *I, 1.* На подстилке в Усманском бору в окр. кордона Веневитиново.

Сем. *Thuidiaceae*

Для *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. из указанных ранее местонахождений достоверно только одно. *III, 1.* На почве в нагорной дубраве на правобережье р. Потудань в Острогожском р-не. По сборам М. Н. Николаевской, Л. Г. Раменского, 1938 г., определен в *I, 1* в урочище Лебяженское поле ВГЗ.

Сем. *Anomodontaceae*

Anomodon longifolius (Brid.) Hartm. — *II, 2.* На основании дуба в Правобережном лесничестве в районе СХИ г. Воронежа. Представитель неморального базифильного эпифитного комплекса. Наблюдается тенденция к сокращению, в городской черте это единственная находка.

Сем. *Amblystegiaceae*

Leptodyctium humile (P. Beauv.) Ochyra. — Приводятся уточненные местонахождения, поскольку у данного таксона сочетаются признаки близкородственных видов и родов. *I, 1.* В кв. 178, 468 ВГЗ. *II, 1.* В урочище Киндяевская балка в окр. с. Семидесятное Хохольского р-на. *II, 2.* В Правобережном лесничестве в окр. г. Воронежа и в окр. с. Подгорное; на берегу оз. Ольховое ХГЗ; в осиновых кустах в окр. с. Хреновое Бобровского р-на. *III, 1.* В окр. с. Дракино Лискинского р-на. Всюду на влажной задернованной почве, реже на гнилой древесине.

Сем. *Brachytheciaceae*

Brachythecium glareosum (Spruce) Shimp. in B. S. G. — *I, 2.* На гнилой древесине в Брагинском лесничестве в Хреновском бору. *II, 2.* На основании дерева в окр. с. Рождественская Хава Верхнехавского р-на. Древесные субстраты совершенно не типичны для данного вида, являющегося преимущественно кальцефильным ксерофитом.

Сем. *Hypnaceae*

Herzogiella seligeri (Brid.) Iwats. — *II, 2.* На гнилом березовом пне в урочище Северный бор Рамонского р-на. Со спорогонами.

Исключенные виды

Сем. *Pottiaceae*

Barbula convoluta Hedw. — Видимо, оказалась мелкая особь *B. unguiculata* Hedw.

Weissia condensa (Voit.) Lindb. — Поскольку весь материал стерильный, все образцы скорее относятся к *Astomum crispum.*

Сем. *Amblystegiaceae*

Calliergon giganteum (Schimp.) J. Kindb. — В литературе (Дроздов, Хмелев, 1973; Камышев, Хмелев, 1976) упоминается совместно с *C. cordifolium* (Hedw.) Kindb., за который, видимо, и принимался. На наш взгляд, *C. giganteum* приурочен к более северным и западным районам Среднерусской возвышенности. Достоверно известен с Лупишкинского болота в окр. с. Епифань Тульской обл. (гербарий А. К. Скворцова). Гербарные образцы указанных видов по Центральному Черноземью отсутствуют.

Campylium sommerfeltii Crundw. et Nyh. — Учитывая, что весь материал собран с меловых обнажений или карбонатных почв, правильнее считать этот вид *C. calcareum* Crundw. et Nyh.

Warnstorfia exannulata (Gaemb. in B. S. G.) Loeske. — Отмечался в литературе геоботаниками и болотоведами (Камышев, Хмелев, 1976) как обычный вид. Причем ввиду неясных различий с *W. fluitans* (Hedw.) Loeske обычно указывались оба вида. В результате бриологических исследований автора на Среднерусской возвышенности выявлен пока лишь последний вид, который является весьма редким.

Сем. *Brachytheciaceae*

Homalothecium sericeum (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — Найденный образец, определенный Н. В. Самсель по сборам С. В. Голицына, оказался *Camptothecium lutescens* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. При посещении урочища Орехово Верхнемамонского р-на установлено обильное произрастание именно этого вида.

Сем. *Plagiotheciaceae*

Plagiothecium succulentum (Wils.) Lindb. — Определен неверно. Все образцы относятся к *Plagiothecium laetum* Schimp. in B. S. G.

Сем. *Hylocomiaceae*

Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst. — Найденный образец из студенческих сборов оказался *Hypnum cupressiforme* Hedw.

С учетом понижения статуса и потери видовой самостоятельности некоторых видов (*Orthotrichum fallax* Bruch ex Brid. включен в *O. pumilum* Sw., *Fissidens marginatulus* Meln. — в *F. bryoides* Hedw.), а также внесенных дополнений в бриофлоре бассейна Среднего Дона насчитывается 207 видов и 4 разновидности мохообразных. Дальнейшие уточнения требуются для *Sphagnum platyphyllum* (Braitw.) Warnst., *S. russovii* Warnst., *S. fimbriatum* Wils., *S. majus* (Russ.) C. Jens. (известны только по литературе, гербарий отсутствует), а также для таксономически неясных *Eurhynchium praelongum* (Hedw.) in B. S. G., *Campylium radicale* (P. Beauv.) Grout, *Bryum elegans* Nees ex Brid., *B. imbricatum* (Schwaegr.) Bruch et Schimp. in B. S. G., *B. pallens* (Brid.) Sw. ex Roehl.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дроздов К. А., Хмелев К. Ф. Усманский бор // Подворонежье. Воронеж, 1973. С. 23—44.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1—87.

Камышев Н. С., Хмелев К. Ф. Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж, 1976. 181 с.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 87—125.

Хмелев К. Ф., Попова Н. Н. Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж, 1988. 168 с.

Воронежский
государственный университет

Получено 19 IV 1994

УДК 581.9(517) : 582.34

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 10

А. Л. Абрамова, Ц. Цэгмэд

НОВЫЕ РОДЫ И ВИДЫ МХОВ ВО ФЛОРЕ МОНГОЛИИ

A. L. ABRAMOVA, Ts. TSEGMED. THE NEW GENERA AND SPECIES OF MOSSES IN THE MONGOLIAN FLORA

Впервые для флоры мхов Монголии указываются 5 новых родов — *Anisothecium, Symblepharis, Trichostomopsis, Mielichhoferia, Anacamptodon* — и 11 новых видов из родов *Barbula, Bryoerythrophyllum, Tortula, Grimmia, Hypnum.*

К настоящему времени во флоре мхов Монголии выявлено около 400 видов (Абрамов, Абрамова, 1983). Однако ряд труднодоступных регионов страны еще слабо изучен в бриологическом отношении. Это северные лесные районы Хэнтэя, высокогорья Монгольского Алтая, а также южные пустынно-степные и восточные степные районы.

За время изучения бриофлоры страны у одного из авторов (Ц. Цэгмэд) накопилось значительное количество образцов, требующих более детального анализа и знакомства с работами по флорам мхов не только сопредельных с Монголией (Бардунов, 1965; Абрамов и др., 1987, 1990), но и значительно удаленных от нее территорий: Индии (Gangulee, 1962—1972; Chopra, 1975), Китая (Chen, 1963; Chuang, 1973) Тибета (Bryoflora..., 1985) и др.

В результате ревизии обнаружены роды и виды, ранее не известные не только для флоры мхов Монголии, но и для части сопредельных территорий либо чрезвычайно редкие для последних.

Образцы указываемых новых видов хранятся в Гербарии Ботанического института АН Монголии.

Сем. *Dicranaceae*

Anisothecium vaginale (With.) Loeske. (= *Dicranella crispa* (Hedw.) Schimp.). — Булганский аймак, лесхоз Хялганат, хр. Бутэлийн-нуру, верховье р. Орохын-гол, северо-восточный склон горы, в разнотравном лиственничном лесу, вдоль дороги, на почве (с примесью *Ceratodon purpureus*), 1 VIII 1991, № 10732.

Symblepharis vaginata (Hook.) Wijk et Marg. (= *Didymodon vaginatus* Hook., *Symblepharis helicophylla* Mont., *S. oerstediana* C. Muell., *S. asiatica* Besch.). — Булганский аймак, лесхоз Хялганат, хр. Бутэлийн-нуру, верховье р. Орохын-гол, склон юго-западной экспозиции, злаково-разнотравный лиственничник с березой, на гнилой древесине, 29 VIII 1991, № 10568; Центральный аймак, Мунгунморьт сомон (юго-восточный Хэнтэй), бассейн р. Керулэн, р. Тэрелж, разнотравно-березовый лиственничник, на гнилой древесине, 16 VII 1986, № 9488, 9494, 9501.

Сем. *Pottiaceae*

Tortula cuneifolia (Dicks.) Turn. — Ховдосский аймак, Алтай сомон (Джунгарская Гоби), хр. Сэртэнгийн-Хувч-Ула (в 25 км к юго-западу от сомона), склон северо-восточной экспозиции, на скале, 6 VII 1984, № 8395.

T. velenovskyi Schiffn. (= *Hilpertia velenovskyi* (Schiffn.) Zand.) — Ховдосский аймак, Булган сомон (юго-восточная часть Монгольского Алтая), р. Дод-Нарийн-гол, 2000 м над ур. м., скалистый склон горы, на почве у скал (с примесью *Barbula johansenii*), 16 VII 1984, № 8826; там же, вдоль речки, на почве, 16 VII 1984, № 8833.

Сем. *Trichostomaceae*

Trichostomopsis aaronis (Lor.) Agnew et Townsend (= *Trichostomum aaronis* Lor., *Gyroweisia aaronis* Par., *Barbula aaronis* Hilp., *Tortula cabulica* Fröhlich, *Barbula bistrata* Rungby, *Didymodon aaronis* (Lor.) Guerra). — Гоби-Алтайский аймак, Тонхил сомон (Монгольский Алтай), каменистое ущелье, в 3 км к востоку от сомона, 2200 м над ур. м., на скале (с примесью *Barbula icmadophila, B. johansenii, Desmatodon leucostoma, Indusiella thianschanica*), 2 VIII 1984, № 9407.

Barbula glauca (Ryan) Möll. (= *Didymodon glaucus* Ryan, *D. rigidulus* var. *glaucus* Wijk et Marg.). — Булганский аймак, Тэшиг сомон, северный склон горы Дулан-хан (Хангай), пойма р. Эгийн-гол, на скале, обращенной к реке, 16 VIII 1991, № 10949.

Bryoerythrophyllum alpigenum (Vent.) Chen (= *Didymodon alpigenus* Vent., *Barbula alpigena* (Vent.) Lindb.). — Центральный аймак, окр. г. Улан-Батора, гора Богд-Ула, падь Турхурах, разнотравный лиственничник, на скале, 10 IX 1971, № 2921; Булганский аймак, лесхоз Хялганат, хр. Бутэлийн-нуру, верховье р. Ширмэнгийн-гол, вершина горы, 1460 м над ур. м., на скале, 9 VIII 1991, № 10843, 10844.

Сем. *Grimmiaceae*

Grimmia montana B. S. G. — Забханский аймак, Тосонцэнгэл сомон, хр. Тарбагатай (Центральный Хангай), падь Элстэй (в 25 км вверх по реке Хожулын-гол от центра сомона), мохово-разнотравный лиственничник, на скале, 21 VIII 1978, № 5795; Убурхангайский аймак, Бат-Улзий сомон (магистральный хр. Хангай), р. Уланы-гол, на скале, 26 VIII 1981, № 7961; тот же сомон, скалистый каньон у водопада р. Орхон, на скале, 26 VIII 1981, № 7896; Булганский аймак, лесхоз Хялганат, хр. Бутэлийн-нуру, долина р. Орохын-гол, злаково-разнотравно-березовый лиственничник, на скале, 31 VII 1991, № 10682; там же, р. Ширмэнгийн-гол, вершина горы, на скале, 9 VIII 1991, № 10806; Селенгинский аймак, госхоз Зэлтэр, северный макросклон хр. Бутэлийн-нуру, скалистая сопка между реками Хэрэгчин и Шурэн, на скале, 25 VIII 1974, № 2170; тот же аймак, Барунбурэн сомон, хр. Бурэнгийн-нуру (Хангай), верховье р. Еэвэнгийн-гол, южный склон горы, на скале, 3 VIII 1981, № 7636; Хэнтэйский аймак, Цэнхэрмандал сомон (Восточный Хэнтэй), юго-восточная часть бассейна р. Керулэн, гора Бурэн (к югу от тракта на Ундурхан), край леса, скалистый гребень горы, на скале, 6 VII 1979, № 6138, 6147; Центральный аймак, госхоз Батсумбэр (хр. Малый Хэнтэй), р. Сугнугур, мохово-брусничный кедровый лес с елью, на скале, 29 VI 1980, № 3942; тот же аймак, Эрдэнэ сомон (южные предгорья хр. Хэнтэй), урочище Горхи, березово-лиственничный лес на северном склоне горы, на скале, 21 VIII 1982, № 8132; тот же аймак, Мунгунморьт сомон (Хэнтэй), р. Дзун-Бургийн-гол, мохово-брусничный рододендроновый ерник, на почве, 9 VIII 1990, № 10373; Хэнтэйский аймак, Дадал сомон (Монгольская Даурия), хр. Эрэнийн-нуру (по дороге на Дадал сомон), сосновый лес, на скале, 10 VII 1979, № 6292.

Сем. *Bryaceae*

Mielichhoferia mielichhoferi (Funk) Loeske (= *M. nitida* Nees et Hornsch.). — Хубсугульский аймак, Тариалан сомон, южный склон горы Дулан-хан, вдоль реки, на гнилой древесине, 19 VIII 1991, № 11098.

Сем. *Fabroniaceae*

Anacamptodon latidens (Besch.) Broth. — Булганский аймак, лесхоз Хялганат, хр. Бутэлийн-нуру, долина р. Орохын-гол, разнотравно-лиственнично-березовый лес, на стволе дерева, 31 VII 1991, № 10665.

Сем. *Hypnaceae*

Hypnum callichroum Brid. — Булганский аймак, лесхоз Хялганат, хр. Бутэлийн-нуру, верховье р. Орохын-гол, северо-восточные склоны горы, мохово-бруснично-березовый лиственничник, на гнилой древесине, 1 VIII 1991, № 10715.

Среди обнаруженных таксонов особого внимания заслуживают 3 вида, имеющих сложные ареалогические связи, разные таксономическое родство и экологическую приуроченность: *Tortula velenovskyi, Trichostomopsis aaronis, Symblepharis vaginata.*

Tortula velenovskyi Schiffn.

Вид впервые был описан из окр. г. Праги, с известнякового детрита (Schiffner, 1893). Спустя 50 лет после первой находки он был обнаружен на богатых известью стенках лёссовых оврагов Среднебогемского силурийского бассейна (Венгрия). Позже вид указывался из других мест Венгрии, из Северной Югославии, Польши и Западной Украины. A. Boros (1962, 1968) отнес *T. velenovskyi* к числу характерных лёссовых видов. Считая, что этому виду свойствен более широкий ареал, Boros отнес его к восточным видам и предположил, что он произрастает в лёссовых областях Крыма и Китая. В Европе, по его мнению, проходит западная граница ареала вида. Совершенно неожиданным было обнаружение *T. velenovskyi* в сибирской Субарктике на плато Путорана (Абрамов и др., 1990). Субстрат, на котором произрастал данный вид, представлял собой вскипающую от кислоты пылевую супесь, при этом сопутствующие виды были такие же, как и на лёссовых обнажениях в Европе. В 1985 г. C. Townsend (1991) собрал *T. velenovskyi* на Кавказе (Северная Осетия).

Предположение Boros (1962) о восточном произрастании вида теперь подтверждается обнаружением вида в Монголии — в юго-восточной части Монгольского Алтая, на южных опустыненных предгорьях, спускающихся в пустыню Джунгарская Гоби (вблизи границы с Китаем). *T. velenovskyi* здесь растет на легких супесях у основания скал с сильно разреженным растительным покровом, на высоте 1900—2000 м над ур. м. Сопутствующие виды — *Aloina brevirostris, Crossidium squamigerum, Pterygoneurum subsessile, Indusiella thianschanica* и др. Наши образцы со спорогонами (как и образец с плато Путорана), споры в зрелых коробочках — 16—18, а в незрелых — 14 мкм; у одного образца более длинный волосковидный кончик листа. По всем анатомо-морфологическим признакам можно судить, что условия произрастания вида в Монгольском Алтае были для него благоприятными. Условия произрастания вида в сибирской Субарктике, на Кавказе и в Монголии сходны: лёссовидные супеси, обогащенные известью, вскипающие от кислоты.

Как видим, в восточной части ареала у вида более широкая экологическая амплитуда, и пока не подтверждается мнение Boros о строгой приуроченности его только к лёссовым областям.

Распространение вида: Центр., Вост. Европа; Кавказ; Сев. (Вост. Сибирь) и Центр. (Монголия) Азия. R. Zander (1989, 1993) из полиморфного

рода *Tortula* Hedw. выделяет род *Hilpertia*, включая в него *T. scotteri* Zand. et Steere, описанный из северо-западной Канады, и *T. velenovskyi*.

Trichostomopsis aaronis (Lor.) Agnew et Townsend

Вид был описан впервые R. Lorentz (1867) с Синайского п-ова (Египет) как *Trichostomum aaronis*. Долгое время после этого его не указывали ни для ближайших к первому местонахождению районов, ни для других стран Ближнего и Среднего Востока, так как при обработке новых гербарных образцов этого растения их не отождествляли с *T. aaronis*, а описывали как новые виды. Только спустя много лет S. Agnew и C. Townsend (1970) свели воедино все выявленные для этого вида синонимы и указали положение *Trichostomum aaronis* Lor. в роде *Trichostomopsis* Card.

Ранее этот вид относили к переднеазиатским. Обнаружение *Trichostomopsis aaronis* в Европе (Испания: Guerra, Ros, 1987; Casas, 1991), Средней (Туркмения: Абрамов и др., 1987) и Центральной (Монголия) Азии существенно изменило представление об его ареале.

Распространение вида: Южн. Европа, Юго-Зап. (Египет, Израиль, Иордания, Ирак, Афганистан), Ср. (Туркмения) и Центр. (Монголия) Азия.

Нужно отметить, что вид *T. aaronis* двудомный; на протяжении всего ареала встречены только женские растения. У образцов из Средней Азии и Монголии обнаружены выводковые тела на брюшной и спинной сторонах жилки и на листьях.

Symblepharis vaginata (Hook.) Wijk et Marg.

Род *Symblepharis* Mont. (тип рода: *S. helicophylla* Mont.) в мировой сводке V. Brotherus (1924) представлен 7 видами, 2 из которых позже были исключены из рода. По последним данным (Wijk et al., 1967, 1969), во флоре мхов Земного шара известны 12 видов этого рода — 4 американских, 1 западноафриканский, 6 азиатских (5 из них имеют в основном только первоописание, обычно для них не известны повторные сборы) и *S. vaginata* — единственный вид, общий для Азии и Америки.

В этом плане заслуживает внимания высказывание индийского бриолога R. Chopra (1975), который считал, что после ревизии ряда видов, известных как узколокальные эндемики, они найдут свое место среди видов, более широко распространенных, с хорошо очерченными анатомо-морфологическими признаками.

Сравнение наших образцов мы провели с 2 наиболее широко распространенными в Азии видами — *S. vaginata* и *S. reinwardtii* (Doz. et Molk.) Mitt. Мы располагали для сравнения образцами *S. vaginata* из Мексики и Индии и *S. reinwardtii* из Индии.

S. reinwardtii отличался от наших растений более крупными размерами, иным строением гаметофита и спорофита. Кроме того, по своему распространению это южноазиатский вид, ареал которого простирается от восточных Гималаев до Зондских о-вов и Филиппин. Признаки наших растений и *S. vaginata* оказались целиком тождественными.

Единственная по роду *Symblepharis* монография E. Salmon (1898), содержащая ограниченное количество известных к тому времени видов, посвящена в основном изменчивости признаков у *S. vaginata* (= *S. helicophylla*). Salmon отметил широкий спектр вариабельности вида, особенно среди индийских образцов. Так, у всех представителей вида обнаруживается не только шероховатая, но и гладкая жилка на спинке листа. Он выделил 3 разновидности, четко различающиеся размерами гаметофита: крупную, с крупными спорами, 30—40 мкм — *S. vaginata* var. *macrospora* (Wils.) Wijk et Marg. — и 2 более

мелкие, со спорами 11—12 мкм — *S. vaginata* var. *tenuis* Salm., со спорами 16—20 мкм — *S. vaginata* var. *microtheca* Salm.

Большинство гималайских растений, как отмечает Salmon, принадлежат к var. *microtheca* и var. *macrospora*. H. Gangulee (1969—1972) писал, что часто индийские образцы, включающиеся в списки как типичные виды, содержат растения, относящиеся к var. *microtheca*.

Цитологических различий между var. *microtheca* и var. *macrospora* не обнаружено (Khanna, 1960), хотя они значительно различаются размерами гаметофита.

Наши растения относятся к var. *microtheca*. Приводим краткое описание вида *Symblepharis vaginata*.

Растет куртинками. Стебли темно-коричневые, до 2 см выс., густо покрытые листьями, с ризоидами внизу. Листья до 4—5 мм дл., с широким прямым влагалищным основанием, резко сужающиеся из влагалища в серповидно распростертую желобчатую шиловидную верхушку; сухие листья сильно курчавые. Жилка темно-коричневая, узкая, выступающая из верхушки листа. Клетки во влагалищной части листа прямоугольные, тонкостенные, в верхней части листа квадратные до короткопрямоугольных, 7×12 мкм, с сильно утолщенными стенками, ушковая группа не дифференцирована. Однодомный. Спорогоны верхушечные или на коротких боковых побегах. Ножка около 6 мм дл. Коробочка красно-бурая, прямая, цилиндрическая, гладкая, около 2 мм дл. и 0.5 мм в диам. Крышечка конусовидно-клювовидная. Зубцов перистома 16, они красно-бурые, расщеплены почти до основания на 2 доли, сближенные по 2, расстояние между каждой парой равно ширине 1 зубца. Влажные зубцы сближены на верхушке в виде конуса. Колечка нет. Споры папиллозные, коричневые, 16—20 мкм.

В вегетативном состоянии вид внешне, по форме листа и клеточной сети очень похож на *Oncophorus wahlenbergii* Brid., но отличается от него прямыми, без зобика коробочками.

Произрастает на гнилой древесине, стволах деревьев, на песчаниковых скалах в горах умеренной зоны, реже — в субальпийской и очень редко — в горах тропической зон, на высотах от 2000 до 4000 м над ур. м.

Распространение вида: Сев. (США: Аризона, Нью-Мексико; Мексика) и Центр. (Гватемала, Коста-Рика, Панама) Америка; Южн. (зап. Гималаи, Сикким, Ассам, Бенгалия, южн. Индия, Непал, Бутан, Пакистан, Тибет), Юго-Вост. (Китай: Юньнань, Сычуань; о-в Тайвань), Центр. (Монголия: сев-вост. Хангай, вост. Хэнтэй; Китай: Внутренняя Монголия — Большой Хинган) Азия.

Авторы выражают благодарность О. М. Афониной, а также всему коллективу лаборатории лихенологии и бриологии Отдела низших растений БИН РАН за всестороннюю помощь.

Авторы также благодарны бриологу Бай-Шуэ-Ляну, преподавателю учебно-исследовательской секции ботаники биологического отделения Внутренне-монгольского университета Китая (г. Хух-Хото), любезно предоставившему нам гербарные образцы *Symblepharis vaginata* из Большого Хингана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Конспект флоры мхов Монгольской Народной Республики. Л., 1983. 221 с.

Абрамов И. И., Абрамова А. Л., Сиротина И. В. О систематическом положении *Trichostomopsis aaronis* (Lor.) Agnew et Townsend // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 169—179.

Абрамов И. И., Абрамова А. Л., Чернядьева И. В. Tortula velenovskyi Schiffn. — новый вид с плато Путорана (Среднесибирское плоскогорье) // Нов. сист. низш. раст. 1990. Т. 27. С. 118—124.
Бардунов Л. В. Листостебельные мхи Восточного Саяна. М.—Л., 1965. 178 с.
Agnew S., Townsend C. C. Trichostomopsis Card. a moss genus new to Asia // Israel J. Bot. 1970. Vol. 19. N 2-3. P. 258.
Boros A. Über die Steppenmoose // Die Pyramide. 1962. Bd 10. H. 3. S. 120—122.
Boros A. Bryogeographie und Bryoflora Ungarns. Budapest, 1968. 466 S.
Brotherus V. F. Musci (Laubmoose) // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzen familien. 2. Aufl. Leipzig, 1924. Bd 10. S. 1—478.
Bryoflora of Xizang / Ed. by Li Xing-Jiang. Beijing, 1985. 581 p.
Casas C. New checklist of Spanish mosses // Orsis. 1991. Vol. 6. P. 3—26.
Chen P. Ch. Genera Muscorum Sinicorum (Pars Prima). Peking, 1963. 304 p.
Chopra R. S. Taxonomy of Indian mosses. New Delhi, 1975. XL. 631 p.
Chuang C. C. A moss flora of Taiwan exclusive of essentially pleurocarpous families // J. Hatt. Bot. Labor. 1973. Vol. 37. P. 419—509.
Gangulee H. C. Mosses of eastern India and adjacent regions. Vol. 1. Calcutta, 1969—1972. 830 p.
Guerra J., Ros R. M. Revisión de la sección *Asteriscium* del genero *Didymodon* (*Pottiaceae, Musci*) (= *Trichostomopsis*) en la Península Ibérica // Cryptogamie, Bryol., Lichénol. 1987. Vol. 8. P. 47—68.
Khanna K. R. Cytological studies in some Himalayan mosses // Caryologia. 1960. Vol. 3. N 1. P. 559—618.
Lorentz P. G. Über die Moose, die Hr. Ehrenberg in den Jahren 1820—1826 in Ägypten, der Sinai-Halbinsel und Syrien gesammelt. Berlin, 1867. 57 S.
Salmon E. S. A revision of the genus *Symblepharis* Mont. // J. Linn. Soc. Bot. 1898. Vol. 33. P. 486—501.
Schiffner V. Tortula velenovskyi, eine neue Art der Gattung *Tortula* aus Böhmen // Nova Acta K. Leop.-Carol, Deutsch. Akad. Naturf. 1893. Bd 58. H. 7. S. 479—488.
Townsend C. C. Two mosses of interest in the Soviet Union // J. Bryol. 1991. Vol. 16. N 4. P. 648—649.
Wijk R. van der, Margadant W. D., Florschütz P. A. Index Muscorum. Utrecht, 1967. Vol. 4. 604 p.; 1969. Vol. 5. 922 p.
Zander R. H. Seven new genera in *Pottiaceae* (*Musci*) and a lectotype for *Syntrichia* // Phytologia. 1989. Vol. 65. N 6. P. 424—436.
Zander R. H. Genera of the *Pottiaceae*. Mosses of harsh environments // Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci. 1993. Vol. 32. P. 1—378.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Ботанический институт АН Монголии
Улан-Батор

Получено 3 VI 1994

CONTENTS

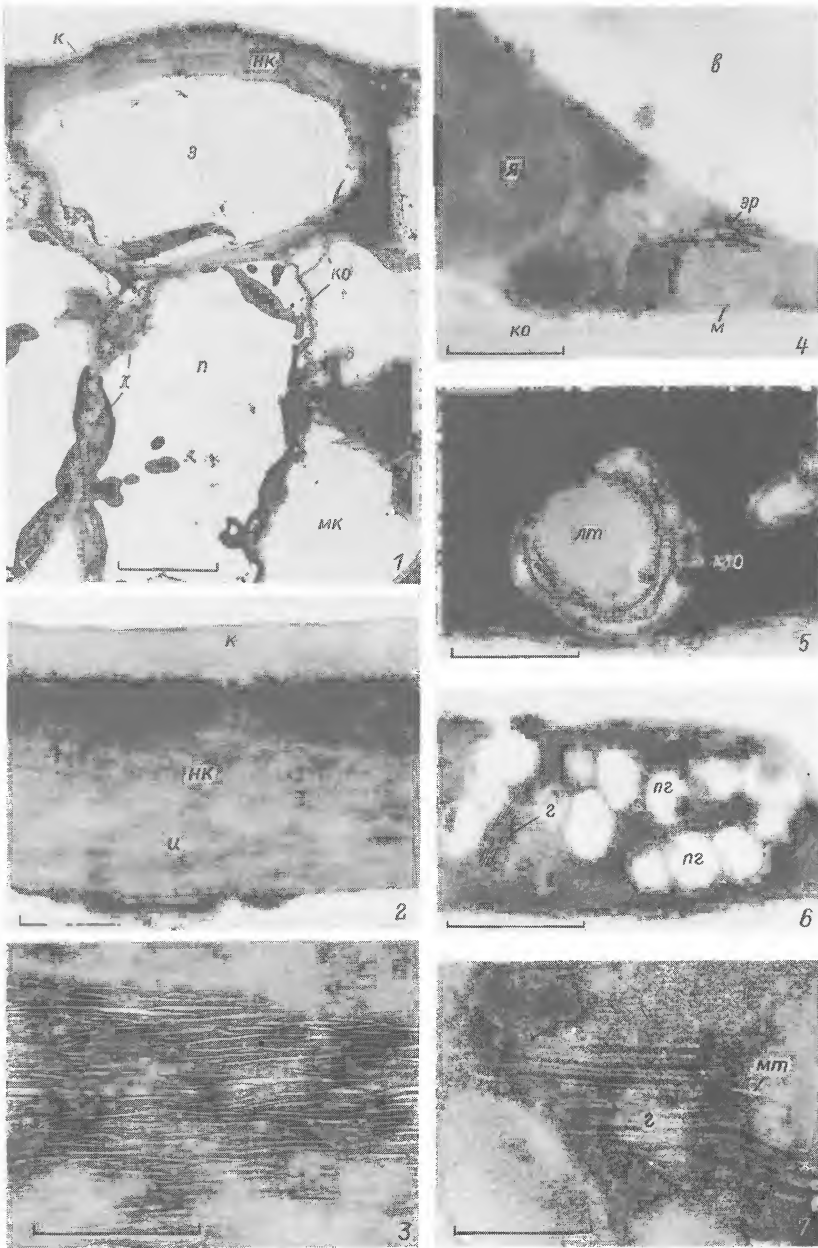


Таблица I. Общий вид части поперечного среза и фрагменты клеток эпидермы листа *Eucommia palaeoulmoides*.

1 — верхняя эпидерма и палисадная паренхима; *2* — наружная клеточная стенка верхней эпидермы; *3* — внутренняя часть наружной клеточной стенки с исчерченностью; *4* — ядро и митохондрия в клетке верхней эпидермы; *5* — мембранные образования в верхней эпидерме; *6* — пластида из клетки верхней эпидермы; *7* — тилакоидная система пластиды нижней эпидермы. *в* — вакуоль, *г* — грана, *и* — зона «исчерченности», *к* — кутикула, *ко* — клеточная оболочка, *лт* — липидоподобное тело, *м* — митохондрия, *мк* — межклетник, *мо* — мембранные образования, *мт* — межгранный тилакоид, *нк* — наружная клеточная стенка, *п* — палисадная паренхима, *пг* — пластоглобула, *х* — хлоропласт, *э* — эпидерма, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро. Масштабная линейка: *1* — 10; *2* — 1; *3*, *4*, *6* — 0.5; *5* — 0.3; *7* — 0.2 мкм.

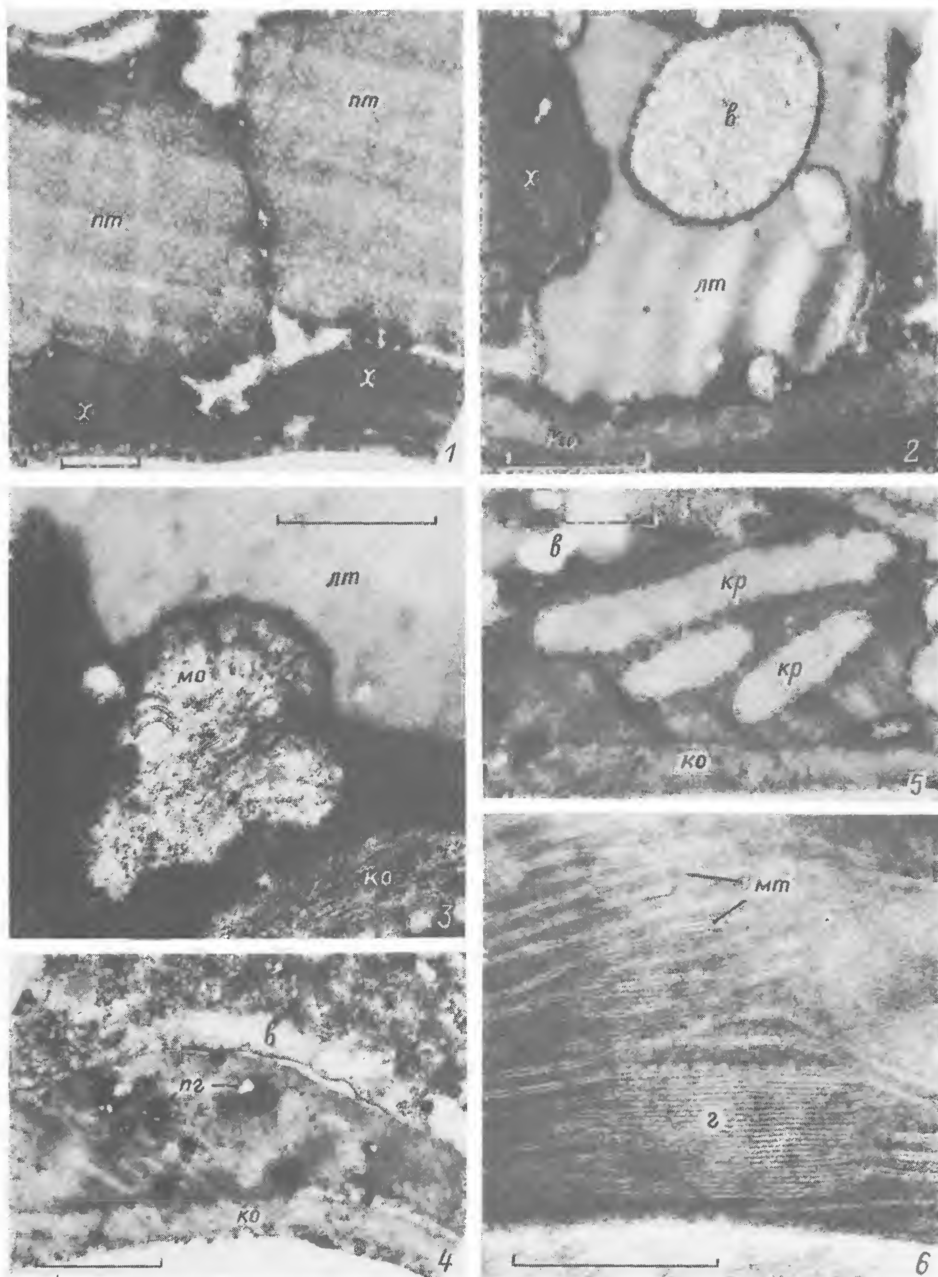


Таблица II. Фрагменты клеток мезофилла и хлоропласты листа *Eucommia palaeoulmoides*.

1 — перфорированные тела в вакуоле клетки палисадной паренхимы; *2* — липидоподобное тело в вакуоле клетки мезофилла; *3* — мембранные образования у липидоподобного тела; *4* — хлоропласт с осмиофильными пластоглобулами; *5* — хлоропласт с зернами крахмала; *6* — тилакоидная система хлоропласта. *кр* — крахмальное зерно, *пт* — перфорированное тело; остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка: *1, 2, 4, 5* — 1; *3, 6* — 0.3 мкм.

К с. 5

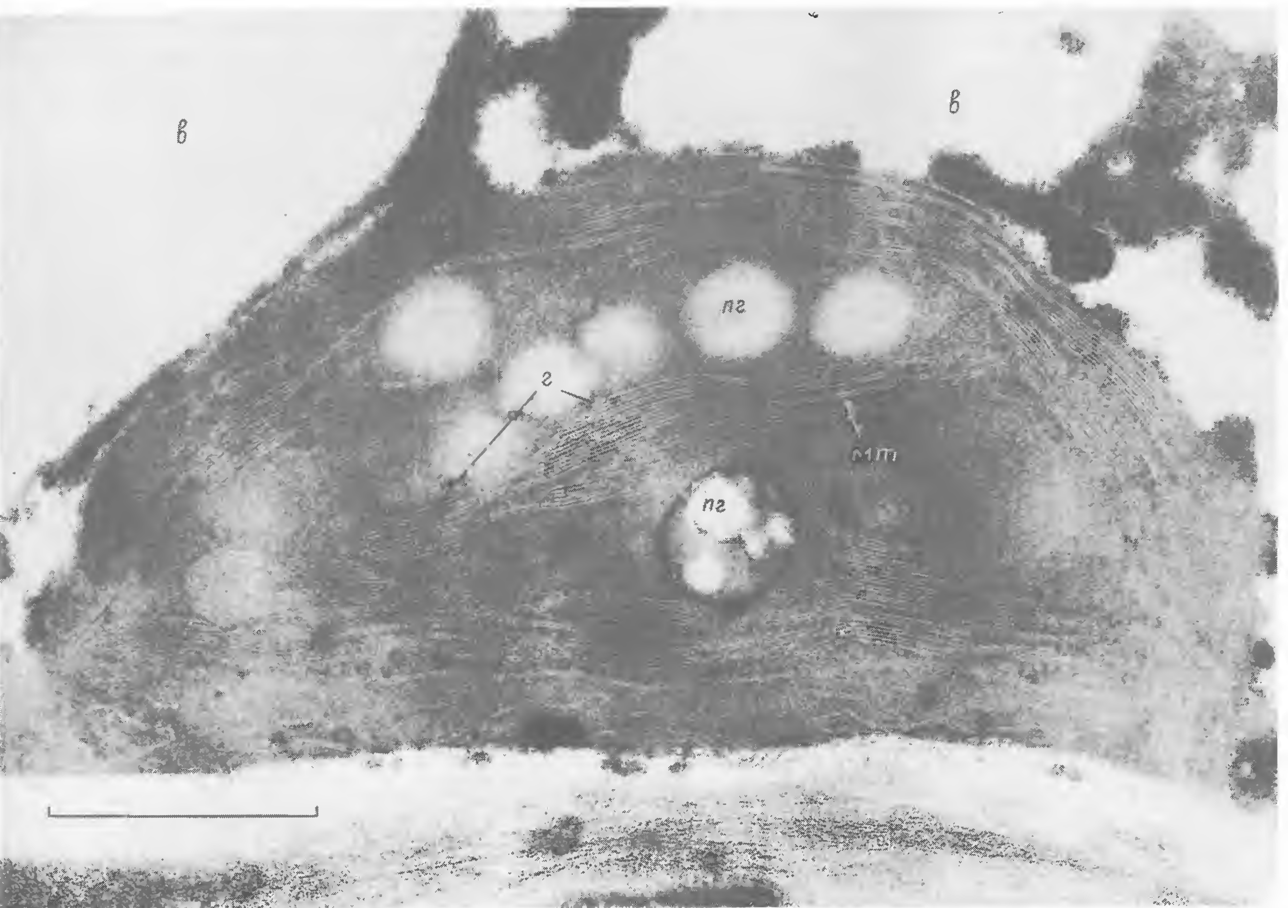


Таблица III. Хлоропласт из клетки мезофилла листа *Eucommia palaeoulmoides*.

Обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка — 0.5 мкм.

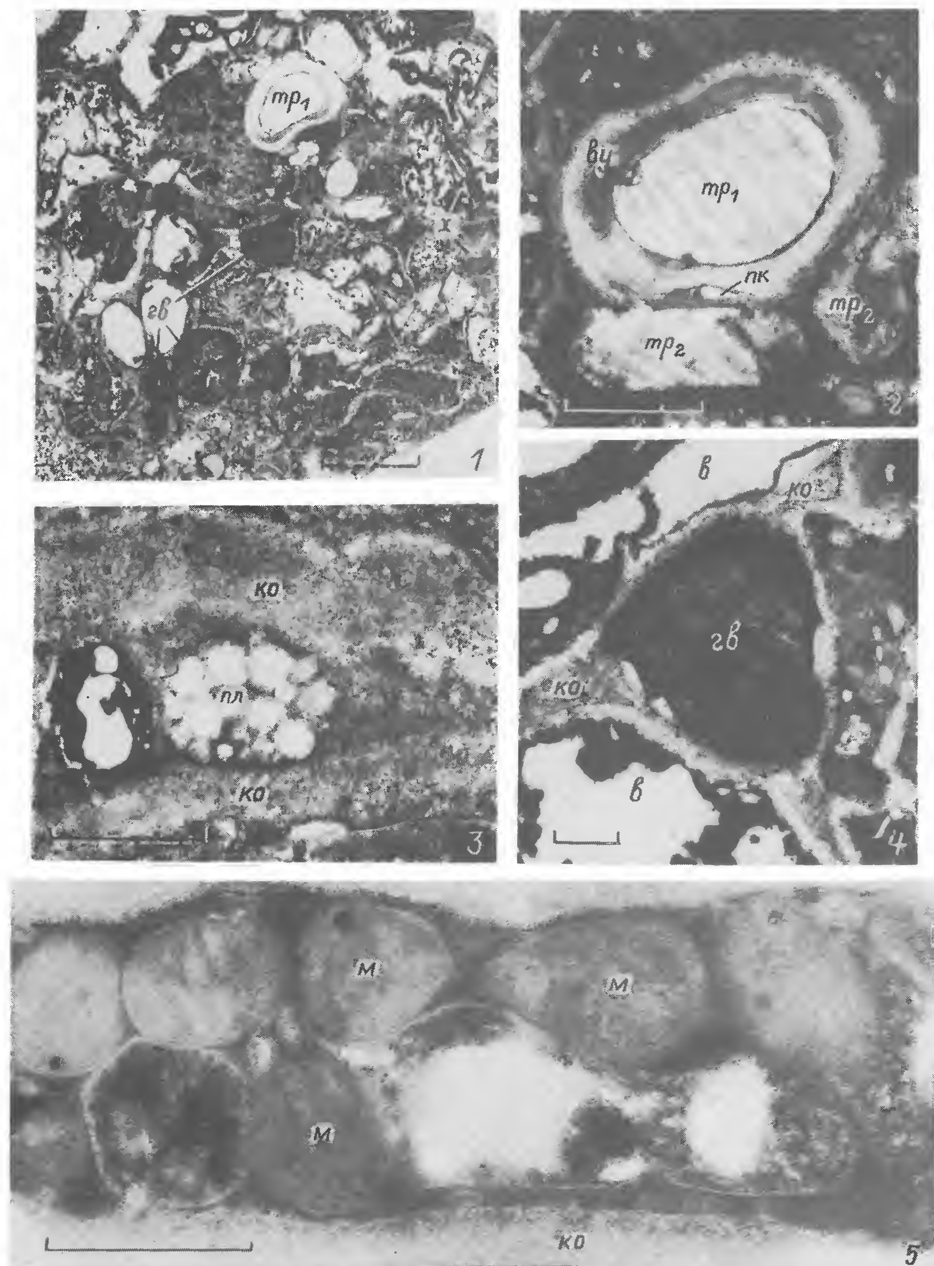


Таблица IV. Проводящий пучок и его фрагменты из листа *Eucommia palaeoulmoides*.

1 — общий вид проводящего пучка; *2* — трахеальные элементы; *3* — пластида ситовидного элемента; *4* — гуттовместилище; *5* — митохондрии. *ву* — вторичное утолщение, *гв* — гуттовместилище, *пк* — первичная клеточная стенка, *пл* — пластида, *тр* — трахеальный элемент ($тр_1$ — первого типа, $тр_2$ — второго); остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка: *1, 4* — 10; *2* — 3; *3* — 1; *5* — 0.5 мкм.

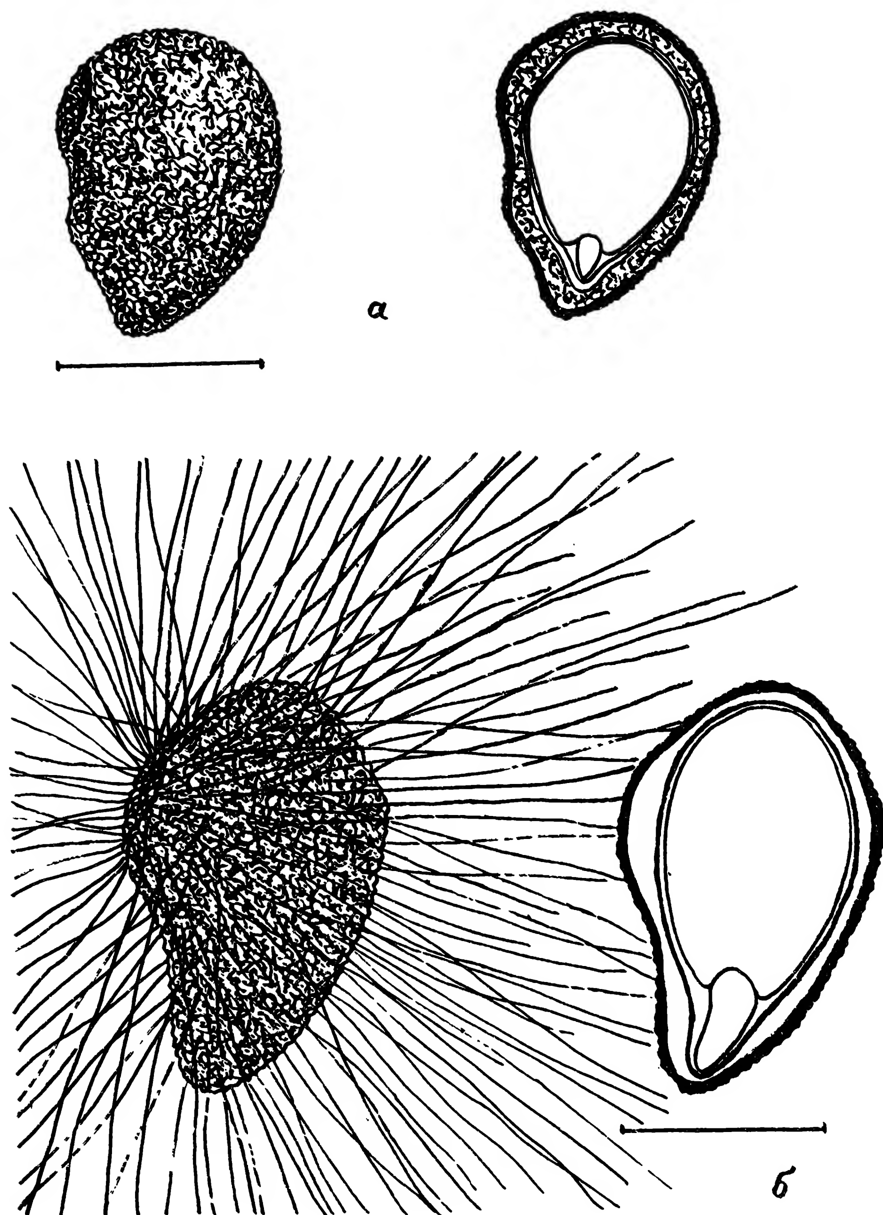


Таблица I. Строение орешка у *Comarum palustre* (*а*) и *C. salesovianum* (*б*).
Слева — общий вид, справа — поперечный срез. Масштабная линейка — 1 мм.

К с. 61

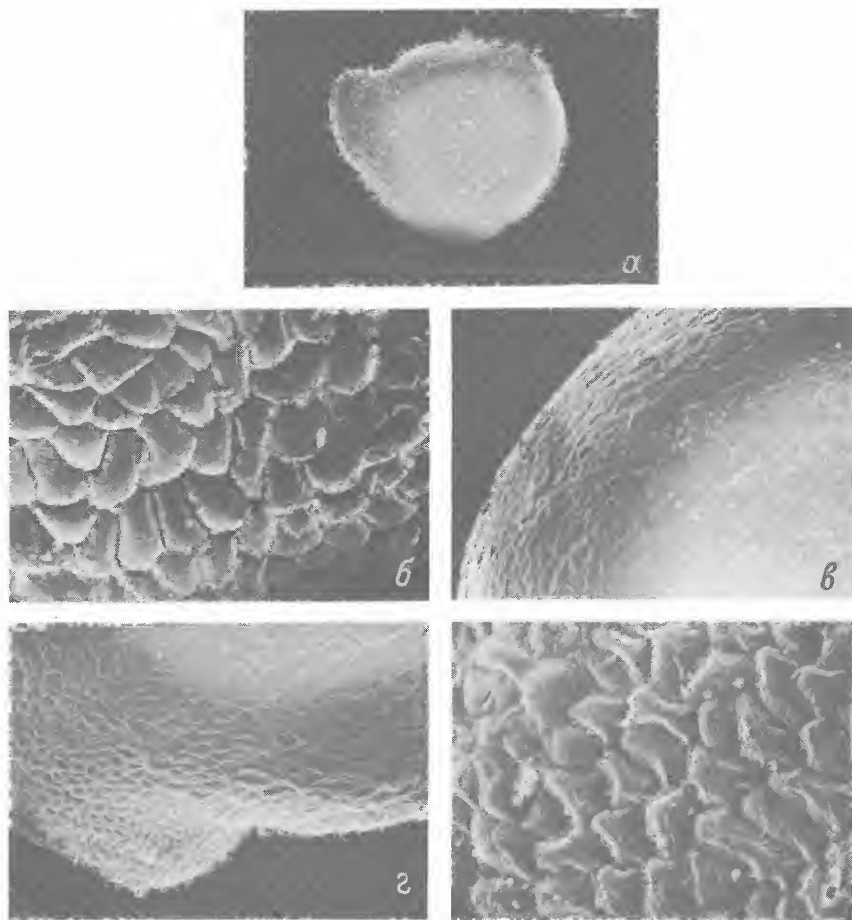


Таблица II. Морфология орешков у *Comarum palustre.*

а — общий вид, ×20; *б* — поверхность, ×1000; *в* — то же на выпуклой части спинки, ×200; *г* — то же у верхушки, ×200; *д* — то же у рубчика, ×1000.

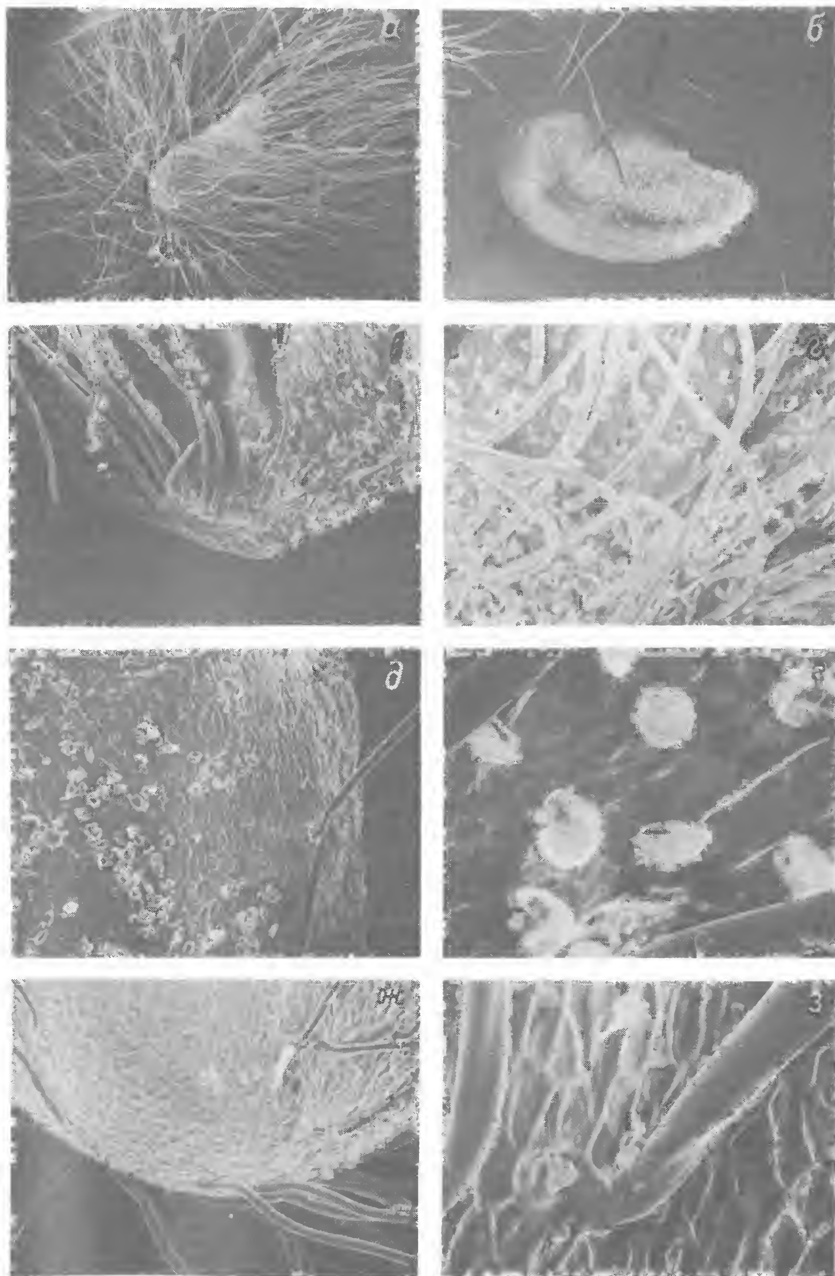


Таблица III. Морфология орешков у *Comarum salesovianum*.

а — общий вид, ×8; *б* — общий вид без волосков, ×12, *в* — рубчик, ×100; *г* — строение волосков, ×200, *д* — поверхность без волосков, ×200; *е* — мучнистый налет на поверхности, ×1000; *ж* — поверхность боковой части, ×1000; *з* — то же на выпуклой части спинки, ×1000.

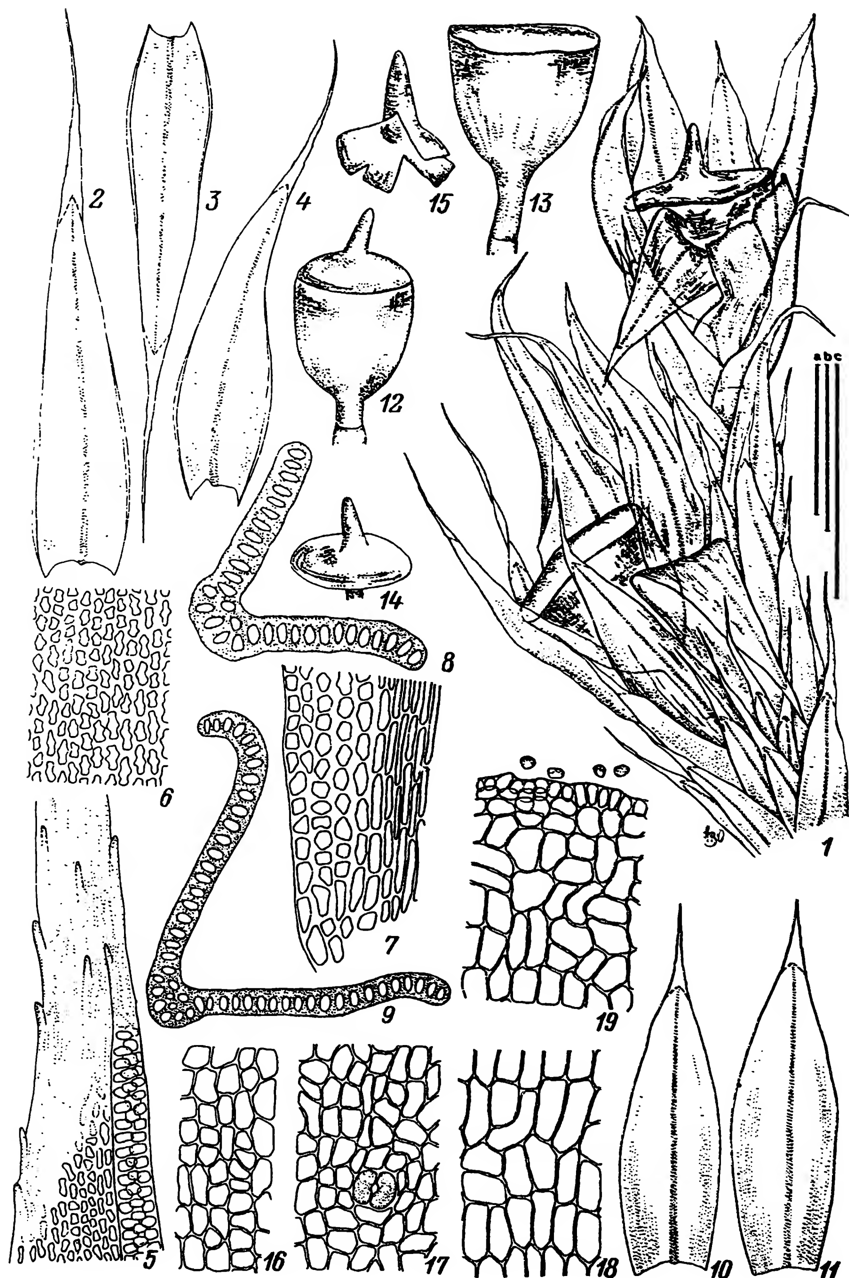


Таблица. *Schistidium cryptocarpum*.

1 — часть стебля с перихецием; *2—4* — листья; *5* — кончик листа; *6* — клетки в верхней части пластинки листа; *7* — клетки в основании листа; *8, 9* — поперечные срезы листьев; *10, 11* — перихециальные листья; *12* — коробочка с крышечкой; *13* — открытая коробочка; *14* — крышечка; *15* — колпачок; *16* — эпидермальные клетки ножки; *17* — устьице и нижние клетки экзотеция; *18* — клетки экзотеция в средней части урночки; *19* — клетки экзотеция вблизи устья и споры. (*1—13, 15—19* — с чукотского материала, Afonina, s. n., 1 VIII 1979 (KRAM-B); *14* — с образца, собранного в Гренландии, Sterre, 62-131 (KRAM-B — topotype *S. cryptocarpum*)). Масштабная линейка: *a* — 1 мм (*10—12*); *b* — 100 мкм (*5—9, 16—19*); *c* — 1 мм (*1—4, 13—15*).

СОДЕРЖАНИЕ

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 10. 1—144.